L
716
H

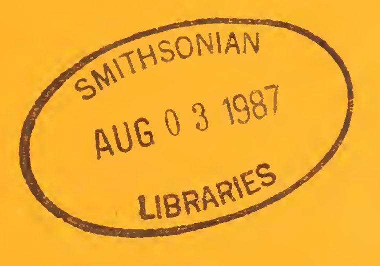
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

UNTERSUCHUNGEN ZUR SYSTEMATIK DER REZENTEN CAENOLESTIDAE TROUESSART, 1898

Unter Verwendung craniometrischer Methoden

von

Johannes Bublitz



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 23
1987

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten sind an die Schriftleitung zu richten; Bestellungen und Tauschangebote bitte an die Bibliothek des Instituts.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication should be addressed to the editor. Purchase orders and requests for exchange please address to the library of the institute.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernante des manuscrits pour cette série doit être adressée à l'éditeur. Commandes et demandes pour échanges adresser à la bibliothèque de l'institut, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 23, 1987
Preis: 22,— DM
Schriftleitung/Editor:
G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1

ISBN 3-925382-23-2
ISSN 0302-671X

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

UNTERSUCHUNGEN ZUR SYSTEMATIK DER REZENTEN CAENOLESTIDAE TROUESSART, 1898

Unter Verwendung craniometrischer Methoden

von

Johannes Bublitz

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 23
1987

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Bublitz, Johannes:
Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: unter Verwendung craniometr. Methoden / von Johannes Bublitz. Hrsg.: Zoolog. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig Bonn. 1987
(Bonner zoologische Monographien; Nr. 23)
ISBN 3-925382-23-2

NE: GT

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

INHALT

Seite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

EINLEITUNG

Die Caenolestidae sind eine für Südamerika endemische Beuteltierfamilie. Ihre rezenten Vertreter werden derzeit in die drei Gattungen *Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes* eingeteilt. Sie sind aus drei disjunkten Verbreitungsgebieten entlang dem Hochgebirgsrücken der Anden zwischen 8° N und 43° S bekannt (Abb. 1). Diese überlebenden Repräsentanten einer im mittleren bis späten Tertiär formenreichen Gruppe sind spitzmausähnliche, nachtaktive, unauffällige Tiere (s. u.).

Eine Revision der Systematik der rezenten Caenolestidae wird heute aus unten näher erläuterten Gründen allgemein als notwendig erachtet. Eine zusammenfassende kritische Besprechung der fossilen Caenolestidae wurde unlängst von Marshall (1980) vorgelegt. Das Hauptanliegen dieser Arbeit ist es, Kriterien zu ermitteln, welche für die rezenten Caenolestidae eine nach heutigen Erkenntnissen vertretbare Gliederung und die rangmäßige Einstufung ihrer Gruppen ermöglichen.

Für die Mammalia läßt sich generell feststellen, daß über eine ontogenetisch bedingte Individualvariabilität hinaus phylogenetische Änderungsprozesse am Schädel ansetzen (Bohlken 1962); damit ist der Säugetierschädel für taxonomische Zwecke sehr geeignet. Als Grundlage einer Klassifikation von Gruppen werden solche Charakteristika benötigt, mit deren Hilfe Formunterschiede quantifizierbar sind. Diese Voraussetzung erfüllen Meßdaten vom Schädel sehr zuverlässig, weshalb die Craniometrie in zunehmendem Maße bei der Klassifikation als objektive Entscheidungshilfe eingesetzt wird (Bohlken 1962, Rempe 1962 u. a.). Wenn, wie bei den Caenolestidae, jede Information über natürliche Fortpflanzungsgemeinschaften fehlt, taxonomische Entscheidungen also ausschließlich anhand von Formunterschieden erfolgen müssen, ist eine Objektivierung dieser Kriterien wünschenswert. Da die Anwendung automatisierter Verfahren der numerischen Taxonomie allein jedoch kein vollständiges Bild über eine Tiergruppe liefert, wird stets auch Bezug genommen auf metrisch nicht erfaßbare Kriterien; besonders im Hinblick auf die bewertende Rangeinstufung werden die taxonomischen Entscheidungen im Sinne der „klassischen Systematik" getroffen.

Die dieser Arbeit zugrundeliegenden craniometrischen Daten werden mit multivariaten Verfahren der Statistik ausgewertet. Die hieraus gewonnenen mathematischen Ausdrücke dienen vornehmlich der Entscheidung in grundsätzlichen taxonomischen Fragen. Einer Bestimmung von weiteren Funden sollten später im allgemeinen anstelle dieser recht komplexen Formeln die auf S. 71 zusammengestellten Unterscheidungskriterien genügen. In Zweifelsfällen können jedoch auch Formeln (Bublitz 1985) zu Bestimmungszwecken herangezogen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

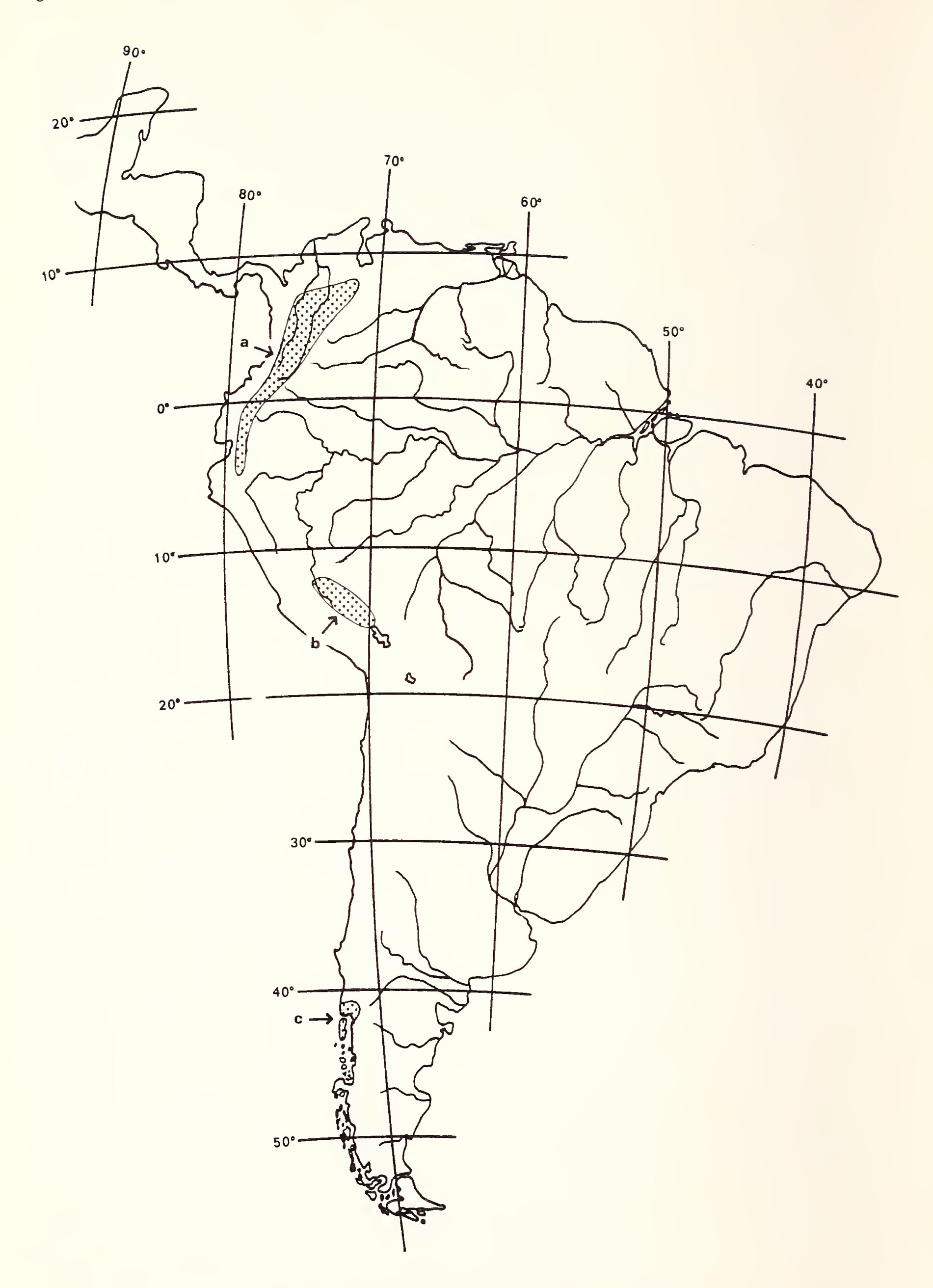


Abb. 1: Verbreitungskarte der rezenten Caenolestidae (bisher bekanntes Verbreitungsgebiet gerastert)
a) *Caenolestes*, b) *Lestoros*, c) *Rhyncholestes*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ALLGEMEINES ZUR BIOLOGIE DER REZENTEN CAENOLESTIDAE

Die rezenten Caenolestidae sind in ihrem Habitus und ihrer nachtaktiven Lebensweise äußerst unscheinbar und daher wenig bekannt. Die Vertreter aller drei Gattungen haben ein so gleichartiges Erscheinungsbild, daß sie äußerlich praktisch nicht voneinander unterschieden werden können; allenfalls läßt sich *Rhyncholestes* im direkten Vergleich mit Exemplaren der beiden anderen Gattungen (*Caenolestes*, *Lestoros*) an seinem geringfügig kürzeren und kräftigeren Schwanz erkennen. In der Literatur wird ihr Habitus mit dem einer Spitzmaus verglichen (Tomes 1860). Schon in dieser ersten Notiz über einen Caenolestiden vermutet Tomes eine Zugehörigkeit dieser Tiergruppe zu den Beuteltieren. In ihrer gesamten Morphologie, besonders in der des Schädels und des Genitaltraktes, erwiesen sich die Caenolestidae in späteren Untersuchungen eindeutig als Marsupialia. Ein Marsupium besitzen die rezenten Caenolestidae indessen nicht. Die Bemerkung von Tomes über einen rudimentären Beutel wird in der Literatur (z. B. Osgood 1921, Kirsch & Waller 1979, Marshall 1980) immer wieder aufgegriffen und als Hinweis für seine ursprüngliche Existenz gewertet. Tatsächlich ist das betreffende Exemplar (BMNH 7.1.1.191) jedoch männlich juvenil, das vermeintliche Marsupium dürfte folglich das unvollständig entwickelte ventral gelegene Scrotum sein. Diese Lage des Scrotums wiederum ist für Marsupialia typisch.

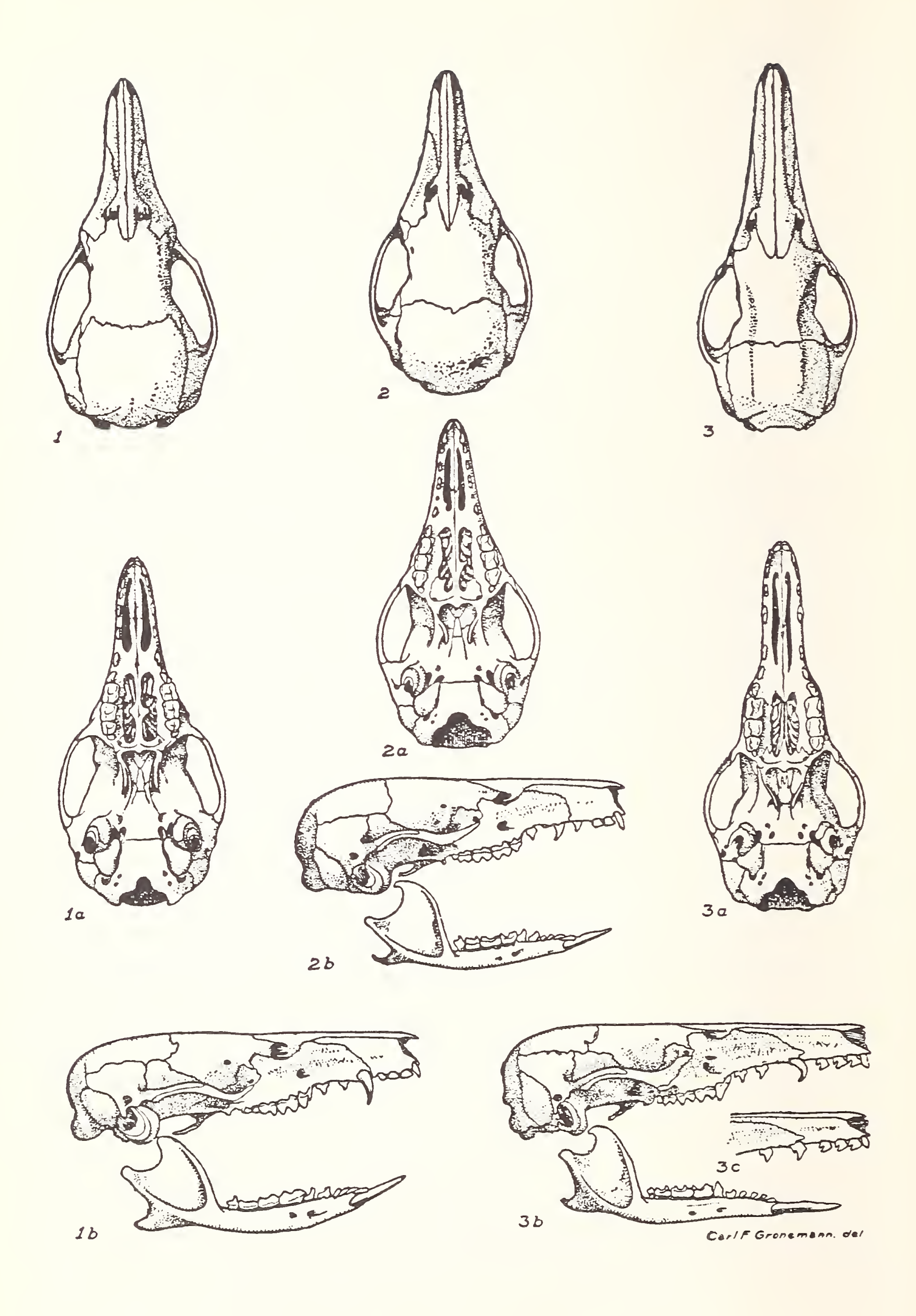
Hinsichtlich ihrer Morphologie vertreten die rezenten Caenolestidae einen überwiegend ancienten Beuteltiertyp. So gilt ihr Gehirn neben dem von *Notoryctes* und *Perameles* als eines der primitivsten Säugetiergehirne überhaupt (Obenchain 1925). Wichtig für die Systematik ist das Fehlen des Fasciculus aberrans, eine dem Corpus callosum der höheren Säuger analoge Kommissur zwischen beiden Gehirnhälften (s. u.). Aufgrund geringfügiger Größenunterschiede stuft Pirlot (1981: 243) das Gehirn von *Lestoros* als noch primitiver gegenüber dem von *Caenolestes* ein. Diesen Befunden widersprechen jedoch die Angaben von Obenchain (1925: 178). Im großen und ganzen reichen die Unterschiede bezüglich des Gehirns wohl nicht aus, um den Entwicklungsgrad innerhalb der rezenten Caenolestidae abzustufen.

Entsprechend dem Grad der Differenzierung aller zugehörigen Gehirnbereiche ist der Geruchssinn von allen Sinnen bei weitem am besten ausgebildet. Gehör- und Tastsinn sind verhältnismäßig gut, der Gesichtssinn dagegen ist äußerst schwach entwickelt; die Augen sind extrem klein, und auch der Nervus opticus hat einen sehr geringen Durchmesser.

Auch in Bau, Lage und Blutgefäßversorgung der Eingeweide repräsentieren die rezenten Caenolestidae im großen und ganzen einen sehr ursprünglichen Typ (Untersuchungen an *Caenolestes* bei Lönnberg 1921, Osgood 1921, Bublitz 1978).

Desgleichen weist das Skelett der rezenten Caenolestidae einen vornehmlich ancienten Charakter auf. Bemerkenswert ist jedoch der Befund bei *Caenolestes*, daß nur der erste der drei Sacralwirbel mit dem Ilium in Verbindung steht (Bublitz 1983). Diese sonst nur noch von Macropodiden bekannte Besonderheit steht möglicherweise in Zusammenhang mit dem ungewöhnlichen, bipeden Formen ähnlichen Längenverhältnis von Femur und Tibia (s. Osgood 1921, Gregory 1922, Simpson 1970).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Der Schädel der rezenten Caenolestidae zeigt alle für Marsupialia typischen Charakteristika (Abb. 2, 3). Eine auffällige Sonderbildung am Schädel der Caenolestidae ist die Ethmoidallücke (= Präorbitalgrube). Es handelt sich hierbei um eine knochenfreie Zone im hinteren Drittel des Nasale (Abb. 3, 7), welches normalerweise diesen Bereich bedeckt und mit Frontale und Maxillare in Kontakt steht. Dieses Merkmal tritt (entgegen den Aussagen von Marhall 1980: 111) jedoch nicht bei allen rezenten Caenolestidae auf (s. u.). Im großen und ganzen kann der Schädel sonst als äußerst ursprünglich charakterisiert werden. Die Zahnformel

$$\frac{I\,(4)\quad C\,(1)\quad P\,(3)\quad M\,(4)}{I\,(3)\quad C\,(1)\quad P\,(3)\quad M\,(4)} \times 2 = 46$$

unterscheidet sich nur im Bereich der Incisivi geringfügig von dem für Beuteltiere geltenden Primitivmuster

$$\frac{I\,(5)\quad C\,(1)\quad P\,(3)\quad M\,(4)}{I\,(4)\quad C\,(1)\quad P\,(3)\quad M\,(4)} \times 2 = 50$$

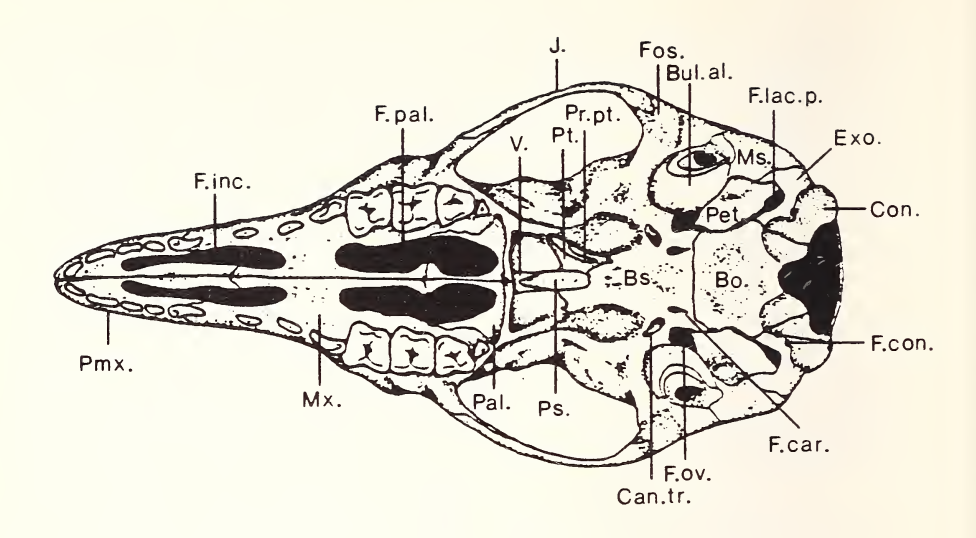
[Die von Thomas (1920: 244) vertretene Version mit je 4 Prämolaren und 3 Molaren in Ober- und Unterkiefer dürfte eine Fehlinterpretation sein.]

Die beträchtliche Verlängerung der Facialregion muß jedoch als abgeleitet gewertet werden. In ursächlichem Zusammenhang hiermit steht eine starke Verlängerung und Vorwärtsneigung der I_1, die so den gesamten vorderen Schnauzenbereich bis zu den C^1 nach unten abschließen. Neben diesem sehr auffälligen Merkmal finden sich im Gebiß noch weitere Charakteristika, die ebenfalls als abgeleitet zu verstehen sind. Alle übrigen Zähne sind zwar im einzelnen hinsichtlich ihrer Gestalt wiederum verhältnismäßig ursprünglich, in ihrer funktionellen Anordnung zueinander weisen sie jedoch eine beachtliche Spezialisation auf. Das wird besonders deutlich an der Funktionsgruppe I_2—P_1, die eine Reihe aus bemerkenswert gleichförmigen stiftartigen Zähnen bildet. Die Ausbildung einer solchen funktionellen Einheit aus drei verschiedenen Zahntypen ist unter rezenten Beuteltieren einmalig, und auch unter den fossilen Marsupialia ist diese Besonderheit nur von Caenolestidae bekannt. Insgesamt weist das Gebiß die rezenten Caenolestidae als eine insektivore Tiergruppe aus, wobei eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit einem Soricidengebiß besteht.

Ebenfalls in Zusammenhang mit der Prolongation des Rostrums, möglicherweise auch mit der Nahrungsaufnahme, ist eine eigentümliche Bildung der Lippen zu verstehen:

Abb. 2: Apical-, Lateral- und Palatinalansicht der Schädel von
1), 1a), 1b) *Caenolestes* ♂, FMNH 18602
2), 2a), 2b) *Lestoros* ♂, NMNH 194428
3), 3a), 3b) *Rhyncholestes* ♂, FMNH 22423; 3c) ♀, FMNH 22422 (Typus)
[übernommen aus Osgood, 1924]

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Etwa in Höhe des P^3 werfen sich die Ober- und Unterlippe zu aufeinanderliegenden schräggestellten Lappen auf (Abb. 4, für *Rhyncholestes* s. Pine et al. 1979: Fig. 2). Diese Hautlappen sind an ihrem Außenrand mit sensorischen Borsten besetzt. Sie erinnern an ähnliche Anhangsbildungen an den Lippen von Känguruhs, welche wie die Caenolestidae ein verlängertes Rostrum und nach vorne geneigte verlängerte I_1 besitzen. Da man voraussetzen kann, daß es sich hier um analoge Bildungen handelt, mag dies als Hinweis darauf gesehen werden, daß das Auftreten derartiger Lippenanhänge in funktionalem Zusammenhang mit dieser besonderen Zahnstellung steht. Bei allen rezenten Caenolestidae sind die Lippenanhänge in der gleichen Weise ausgebildet.

Dem Charakter des Gebisses entsprechend ist die Ernährung der rezenten Caenolestidae vorwiegend insektivor. Daneben werden aber vermutlich auch kleinere Vertebraten geräubert (Kirsch & Waller 1979), und es scheint eine Neigung zur Nekrophagie zu bestehen (Bublitz 1983).

Nach den derzeitigen Kenntnissen erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der rezenten Caenolestidae auf dem Andenrücken von 8° N bis 43° S. Das bedeutet, daß der nördlichste und der südlichste Fundort rund 5600 km voneinander entfernt liegen. Die ökologisch-klimatische Situation hat daher und auch wegen unterschiedlicher Höhenlage der Verbreitungsgebiete für die rezenten Caenolestidae eine große Variationsbreite. *Caenolestes* ist aus Gebieten von 1600 m bis 4000 m üNN bekannt. Dieser Höhenbereich umfaßt die folgenden recht unterschiedlichen Vegetationszonen: subandiner mesothermer Regenwald (ca. 800 m—1800 m) mit dichter Baum- und Unterholzvegetation sowie Subpáramo und Páramo (ca. 2000 m—4500 m) mit weitläufiger Busch- bzw. Grasvegetation (Näheres zu den Vegetationsformen bei Acosta-Solis 1962, 1977 und Mills 1975). *Lestoros* ist aus Höhen bekannt, die von 2400 m bis 3700 m eine dichte bis lockere Nebelwaldvegetation aufweisen. Für *Rhyncholestes* reicht das Spektrum von einer dichten Waldvegetation in gemäßigtem Klima auf Meereshöhe bis zur Gebirgsvegetation in ca. 1000 m.

Interessant ist das Vorkommen eines plazentalen Konkurrenten *Cryptotis thomasi* im Verbreitungsgebiet von *Caenolestes*. Dieser erst im jüngsten geologischen Zeitraum über Mittelamerika eingewanderte und bislang einzige Vertreter der Insektivora Süd-

---

Abb. 3: Bau eines Caenolestiden-Schädels

a) Palatinalansicht (zur Verdeutlichung des Suturverlaufes zwischen Palatinum und Basisphenoid wurde das rechte Pterygoid entfernt); b) Lateralansicht

Al. Alisphenoid, Bo. Basioccipitale, Bs. Basisphenoid, Bul.al. Bulla alisphenoidea, Can.tr. Canalis transversus, Con. Condylus, Eth.l. Ethmoidallücke, Exo. Exoccipitale, F.car. Foramen caroticum, F.con. Foramen condylare, F.inc. Foramen incisivum, F.inf. Foramen infraorbitale, F.l. Foramen lacrimale, F.lac.a. Foramen lacerum anterius (= F. sphenorbitale), F.lac.p. Foramen lacerum posterius, F.m. Foramen mentale, F.ov. Foramen ovale, F.pal. Fenestra palatinalis, F.pos. Foramen posterolateralis palatini, F.pgl. Foramen postglenoidale, F.rot. Foramen rotundum, F.sty. Foramen stylomastoidale, F.v. Foramen venosum, Fos. Fossa, Fr. Frontale, J. Jugale, L. Lacrimale, Ms. Mastoid, Mx. Maxillare, Na. Nasale, Os. Orbitosphenoid, Pa. Parietale, Pal. Palatinum, Pet. Petrosum, Pmx. Praemaxillare, Pr.ang. Processus angularis, Pr.art. Processus articularis, Pr.cor. Processus coronoideus, Pr.pt. Processus pterygoideus, Pr.sq. Processus squamosalis, Ps. Praesphenoid, Pt. Pterygoid, S.n.c. Septum nasi (pars cartilaginosa), So. Supraoccipitale, Sq. Squamosum, V. Vomer.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



Abb. 4: Lippenanhänge bei *Caenolestes* (♂)

amerikas steht jedoch ganz offensichtlich nicht in direkter Nahrungskonkurrenz zu *Caenolestes*: *Cryptotis* ist eher auf dem freien Feld, besonders in Kartoffelkulturen, zu finden, während *Caenolestes* vorzugsweise in kulturfernen Gebieten überwiegend in der Nähe kleiner fließender Gewässer mit mehr oder weniger dichter Buschvegetation lebt (Bublitz 1983).

Über Verhalten und Lebensweise der rezenten Caenolestidae ist nur sehr wenig bekannt. Angaben über das Verhalten in der Gefangenschaft finden sich bei Kirsch (1979) und Bublitz (1983).

MATERIAL UND METHODEN

Material

Für die Untersuchungen wurden 210 rezente Caenolestidae craniometrisch erfaßt. Außerdem wurde eine Anzahl weiterer Schädel, die für eine craniometrische Auswertung zu stark beschädigt waren, zu qualitativen Vergleichszwecken herangezogen. Damit ist ein wesentlicher Anteil der weltweit vorhandenen Funde berücksichtigt. Die Zusammensetzung des metrisch erfaßten Materials zeigt Tabelle 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 1: Anzahlen der metrisch erfaßten Exemplare

Sammlung	*Caenolestes*	*Lestoros*	*Rhyncholestes*	Σ
AMNH	27			27
BMNH	6	3	1	10
FMNH	106	9	3	118
MNHK	9	2		11
MVZB	1	5		6
MZM	13			13
NMNH		14		14
eigene	11			11
Σ	173	33	4	210

Enthalten in dieser Aufstellung ist der Typus von:
Caenolestes fuliginosus (BMNH 7.1.1.191) [201]
Caenolestes obscurus (BMNH 96.1.7.1) [202]
Caenolestes caniventer (AMNH 47174) [172]
Caenolestes tatei (AMNH 61860) [171]
Caenolestes convelatus (AMNH 64462) [173]
Rhyncholestes raphanurus (FMNH 22422) [154]

In eckigen Klammern [ ] steht die in der Arbeit verwendete Kennummer des Individuums; eine Auflistung der untersuchten Individuen mit Quellenangaben findet sich in Anhang 1.

Methoden

Altersbestimmung

Von den angegebenen 210 vermessenen Exemplaren sind 200 adult bzw. subadult (10 *Caenolestes*); 9 *Caenolestes* und 1 *Lestoros* sind juvenil. Von einer Berücksichtigung juveniler Exemplare in den statistischen Analysen wurde generell abgesehen, weil die geringe Anzahl, die ungleichmäßige Verteilung auf die Fundorte und der sehr unterschiedliche Entwicklungsgrad der Jungtiere die methodisch einwandfreie Erstellung einer Altersvariablen nicht zuläßt. (Anschließend wird jedoch versucht, die ohne sie erarbeiteten Bestimmungskriterien auch auf die Jungtiere anzuwenden, um sie nach Möglichkeit in die Interpretation einzubeziehen.)

Zur Bestimmung des individuellen Alters existieren für die Caenolestidae aus der Literatur bislang keinerlei Anhaltspunkte. Dennoch gibt es deutliche Kriterien, juvenile von adulten Exemplaren zu unterscheiden. Darüber hinaus lassen sich für adulte Tiere neben dem Kriterium der Zahnabnutzung anhand weiterer Merkmale relative Altersangaben machen, und auch der Entwicklungsgrad von Jungtieren läßt sich mit Hilfe eindeutiger Kennzeichen abschätzen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

1. In der Zahnentwicklung lassen sich 4 Wachstumsstufen kennzeichnen, an denen bei bestimmten Zahngruppen die endgültige Größe erreicht worden ist (s. Tabelle 2). Eine Angabe über die Dauer dieser Phasen ist nach dem derzeitigen Kenntnisstand nicht möglich.

Tabelle 2: Vier Stufen der Zahnenentwicklung bei Caenolestidae

	I^2, I^3	I_2-P_2	P^1, P^2	M_1^1-M_3^3	I^1, I^4	P_3^3	M_4	C^1	I_1	M^4
1	*	*	*	*						
2					*	*	*			
3								*	(*)	
4									*	*

* = Längenentwicklung abgeschlossen

2. Am Grad des Suturschlusses im Occipitalbereich lassen sich die in Tabelle 3 angeführten Entwicklungsstadien beobachten:

Tabelle 3: Sechs Stufen des Suturschlusses im Occipitalbereich bei Caenolestidae

Sutur	1	2	3	4	5	6
Supra-/Exoccipitale	=	—	—	*	*	*
Ex-/Basioccipitale	=	=	—	—	*	*
Basioccipitale/-sphenoid	=	=	=	—	—	*

= Sutur offen; — Sutur geschlossen, aber deutlich erkennbar; * Sutur nicht mehr erkennbar.

Der Verlauf der Sutur Basioccipitale/Basisphenoid ist fast immer auszumachen, auch wenn die Grenzlinie mit zunehmendem Alter eines Individuums an Deutlichkeit verliert. Nur bei sehr alten Exemplaren, die dann auch starke Abnutzungserscheinungen am Gebiß aufweisen, ist diese Linie nicht mehr erkennbar. Die Stadien 5 und 6 sind Adultstadien. Die Stadien 1—3 entsprechen ungefähr den Stadien 1—3 in der Zahnentwicklung. Stadium 4 der Zahnentwicklung beginnt in einem Bereich zwischen den Stadien 4 und 5 der Suturentwicklung.

3. Die Ossifikation der knorpeligen Bereiche des Septum nasi in Richtung Schnauzenspitze scheint sich auch nach der Jugendentwicklung fortzusetzen, so daß z. B. über die Distanz des verknöcherten Bereiches zur Spitze der Nasalia möglicherweise auch für adulte Tiere eine Altersabstufung vorgenommen werden könnte: Bei sehr alten Tieren ist dieses Maß stets verhältnismäßig klein und bei sehr jungen Tieren ausgesprochen groß. Da es für die vorliegenden Untersuchungen jedoch nur einer Unterscheidung juveniler von adulten Individuen bedarf, wurde diese Möglichkeit der Altersbestimmung nicht weiter untersucht. Die Strukturgrenze in der Nasenscheidewand ist mit Hilfe eines Binokulars im allgemeinen deutlich erkennbar.

Die unter den Punkten 1 und 2 aufgeführten Altersstadien ergaben sich als Trend aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

dem spärlichen Material juveniler Tiere und sind nicht als strenge Definition aufzufassen. Gewisse individuelle Verschiebungen sind durchaus zu erwarten.

Als adult definiere ich diejenigen Tiere, deren M^4 voll entwickelt ist. Als subadult werden diejenigen Individuen mit ausgewachsenem M^4 bezeichnet, die hinsichtlich ihres C^1 oder der Suturen im Occipitalbereich noch geringfügig vor dem Adultstadium zu stehen scheinen; da der Gesamtaspekt des Schädels sonst aber durchaus dem adulter Individuen entspricht, werden subadulte Exemplare (anders als die juvenilen) für die statistische Auswertung der craniometrischen Daten berücksichtigt. Die altersmäßige Einstufung der einzelnen Exemplare ist aus der Aufstellung im Anhang ersichtlich.

Erfassung des Datenmaterials

Folgende Körpermaße wurden für jedes Individuum erfaßt: Kopf-Rumpf-Länge, Schwanz-Länge, Hinterfuß-Länge, Ohr-Länge und Gewicht des Tieres beim Fang. Für die genannten Längenmaße liegen in den meisten Fällen Feldangaben vor. Es ist jedoch durchaus möglich, daß bereits die eine oder andere Etikettangabe auf nachträglichen Messungen am präparierten Material beruht. Sofern die Angaben zu Hinterfuß und Ohr fehlten, wurden die Maße am Balg genommen. Kopf-Rumpf-Länge und Schwanz-Länge lassen sich auf diese Weise nicht mehr einwandfrei ermitteln.

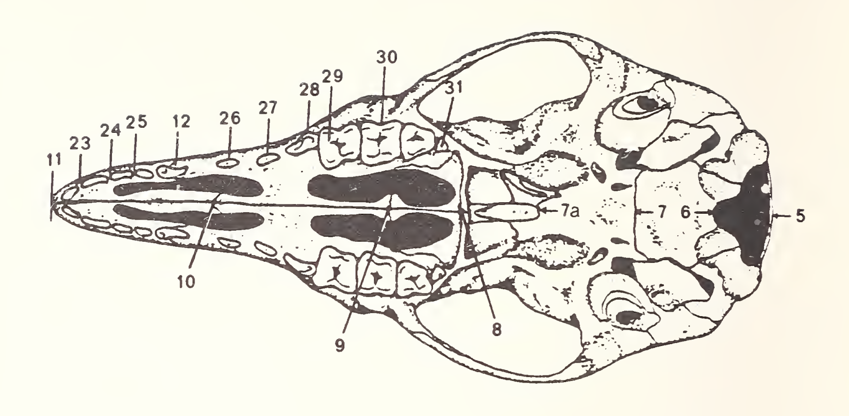
Zur Gewinnung der craniometrischen Daten wurden zunächst auf dem Schädel markante Punkte festgelegt und durchnumeriert (Abb. 5). Die Punkte wurden so gewählt, daß sie sich an jedem Caenolestiden-Schädel einwandfrei reproduzieren lassen. Um die Medianebene genau zu beschreiben, wurden 13 der insgesamt 42 Meßpunkte in diese gelegt; die restlichen lateral gelegenen Punkte treten symmetrisch auf mit rechts und links jeweils gleicher Kennzahl.

Von jedem Meßpunkt sind Meßstrecken zu mindestens drei weiteren Punkten gelegt, wodurch seine Lage im Raum definiert ist. (Die Fixierung des Punktes wird dadurch präzisiert, daß drei der Meßstrecken möglichst senkrecht aufeinander stehen.) Auf diese Weise entsteht ein starres Gerüst aus Meßstrecken, deren Endpunkte ein räumliches Modell der Schädeloberfläche liefern (s. Rempe 1974). Die Messungen wurden mit einer Schublehre von 0,01 mm Genauigkeit mit Hilfe eines Binokulars durchgeführt. Einige Maße wurden mit einem Distanzgreifer (Genauigkeit 0,01 mm) genommen. Zur Kontrolle der gemessenen Werte wurden die Messungen zweimal unabhängig voneinander vorgenommen. Alle Strecken zwischen nicht zueinander symmetrischen Lateralmeßpunkten wurden ausschließlich (auch bei der Wiederholung) auf der linken Schädelseite gemessen.

Zur Bestimmung des Hirnvolumens wurde die Gehirnhöhle mit Glasperlen (Durchmesser ca. 1 mm) gefüllt. Als Maß für das Volumen wurde das Gewicht der Perlen genommen (Genauigkeit 0,1 mg); dabei entspricht 1 g Glasperlen einem Volumen von 573,00 mm^3. Für die statistischen Analysen erübrigt sich jedoch eine Umrechnung in das Volumen, da hier ein volumenproportionales Maß genügt.

Im folgenden ist eine Definition der für die Untersuchungen verwendeten Meßpunkte (Abb. 5) gegeben:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



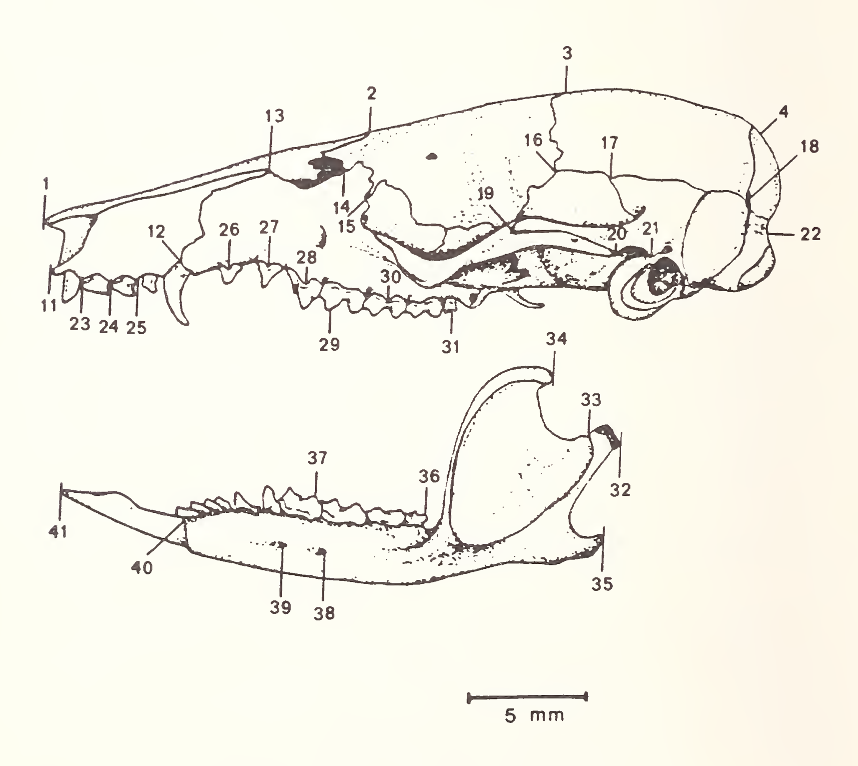


Abb. 5: Meßpunkte am Caenolestiden-Schädel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Schädel

Meßpunkte in der Medianebene:

1 Vorderkante der Nasalia
2 Hinterkante der Nasalia
3 Sutur Frontale / Parietale
4 Foramen venosum im Parietale (entspricht ungefähr dem Lambdapunkt; Sutura lambdoidea nur im Stadium 1 [s. o.] bei juvenilen Tieren erkennbar). Sofern das Foramen nicht median liegt, wird der Meßpunkt senkrecht von dem Foramen auf die Mediane projiziert.
5 Oberkante des Foramen magnum occipitale
6 Basion (Unterkante des Foramen magnum occipitale)
7 Sutur Basioccipitale / Basisphenoid
7 a Sutur Basisphenoid / Praesphenoid
8 Palatinalgrat über der Choanenöffnung
9 Sutur Palatinum / Maxillare zwischen den Fenestrae palatinales (bei *Rhyncholestes* Vorderkante des Palatinums)
10 Sutur Maxillare / Praemaxillare zwischen den Foramina incisiva
11 Prosthion (Vorderspitze des Maxillare)

paarig gelegene Lateralmeßpunkte:

12 Sutur Praemaxillare / Maxillare über dem C^1 bzw. bei *Lestoros* zwischen I^4 und C^1 (s. Abb. 6, 10)
13 Berührungspunkt von Nasale / Praemaxillare / Maxillare
14 Sutur Maxillare / Frontale auf der Kante der Ethmoidallücke (s. u.) bzw. auf der Kante des Nasale
15 Berührungspunkt von Maxillare / Frontale / Lacrimale
16 Berührungspunkt von Frontale / Parietale / Alisphenoid
17 Berührungspunkt von Parietale / Alisphenoid / Squamosum
18 Berührungspunkt von Parietale / Squamosum / Mastoid
19 vorderster Punkt des Processus squamosalis
20 Sutur Jugale / Squamosum auf der Lateralkante der Fossa mandibularis
21 Hinterkante der Fossa mandibularis lateral
22 Kante des Exoccipitale an der größten Weite des Hinterhauptloches
23 Hinterkante der Alveole des I^1 buccal
24 Hinterkante der Alveole des I^2 buccal
25 Hinterkante der Alveole des I^3 buccal
26 Mitte zwischen den Wurzeln des P^1 buccal
27 Mitte zwischen den Wurzeln des P^2 buccal
28 Mitte zwischen den Wurzeln des P^3 buccal
29 Grube zwischen Para- und Protoconus des M^1
30 Mitte zwischen den Wurzeln des M^2 buccal
31 Facette des M^4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Unterkiefer

paarig gelegene Lateralmeßpunkte:

32 Hinterkante der Gelenkfläche des Condylus mandibularis
33 Vorderkante der Gelenkfläche des Condylus mandibularis
34 Spitze des Processus coronoideus
35 Spitze des Processus angularis
36 Metaconid des M_4
37 Metaconid des M_1
38 Foramen mentale unterhalb des M_2
39 Foramen mentale unterhalb des M_1
40 Vorderkante des I_2 buccal

Meßpunkt in der Medianebene:

41 Spitze des I_1

In Occlusionsstellung von Ober- und Unterkiefer kommen folgende Meßpunkte näherungsweise zur Deckung:

20 ⟷ 33
21 ⟷ 32
29 ⟷ 37
31 ⟷ 36

Auswertungsverfahren

Die biometrische Aufarbeitung des Datenmaterials wurde an der PDP10 des Rechenzentrums der Universität Kiel durchgeführt. Dem Anwendungsbereich und der Fragestellung angepaßt, wurde mit der Diskriminanzanalyse und einer kanonischen Regressionsanalyse gearbeitet. Die statistischen Verfahren wurden mit ALGOL-Programmen nach Rempe gerechnet. Ausführliche Besprechungen der von Rempe verwendeten Methoden finden sich bei Rempe (1965), Rempe & Bühler (1969), Marinell (1977), Ehrich & Rempe (1980), Gittins (1985). Die Verfahren zur graphischen Darstellung und Interpretation der Ergebnisse sowie eine Reihe von Hilfsprogrammen wurden von mir in der Programmiersprache SIMULA entwickelt.

Im folgenden werden einige Grundzüge der statistischen Verfahren, die zum Verständnis der Ergebnisse wichtig sind, sowie einige fachspezifische Termini erläutert. Dabei kann jedoch im Rahmen dieser Arbeit naturgemäß kein Anspruch auf Vollständigkeit und letzte mathematische Exaktheit in der Formulierung erhoben werden.

Mit dem **G^2-Test** wird überprüft, ob zwei diskrete (oder klassifizierte) Merkmale stochastisch unabhängig sind (in der vorliegenden Anwendung werden Fundort und Schädelmerkmale betrachtet). Die Beobachtungen lassen sich für die durch verschiedene Merkmalsausprägungen definierten Ereignisse in einer *Kontingenztafel* (Tabelle 4) zusammenfassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 4: Kontingenztafel zweier diskreter Merkmale

	1	2	...	q	Σ
1	$N_{1,1}$	$N_{1,2}$	...	$N_{1,q}$	$Z_1 = \sum_{k=1}^{q} N_{1,k}$
2	$N_{2,1}$	$N_{2,2}$	...	$N_{2,q}$	$Z_2 = \sum_{k=1}^{q} N_{2,k}$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
p	$N_{p,1}$	$N_{p,2}$	...	$N_{p,q}$	$Z_p = \sum_{k=1}^{q} N_{p,k}$
Σ	$S_1 = \sum_{i=1}^{p} N_{i,1}$	$S_2 = \sum_{i=1}^{p} N_{i,2}$	...	$S_q = \sum_{i=1}^{p} N_{i,q}$	$M = \sum_{i=1}^{p} Z_i = \sum_{k=1}^{q} S_k$

Die Auswertung erfolgt nach der (Näherungs-) Formel

$$G^2 = 2 \left(\sum_{i=1}^{p} \sum_{k=1}^{q} N_{i,k} \cdot \ln N_{i,k} - \sum_{i=1}^{p} Z_i \cdot \ln Z_i - \sum_{k=1}^{q} S_k \cdot \ln S_k + M \cdot \ln M \right)$$

Beachte: $0 \cdot \ln 0 \xrightarrow{def} 0$

(nach Kinder et al. 1982)

G^2 ist näherungsweise χ^2-verteilt, so daß die χ^2-Tabellenwerte zur Prüfung der Signifikanz benutzt werden können. Sofern der berechnete G^2-Wert größer als der zugehörige χ^2-Wert ist, gilt die Annahme verschiedener Grundgesamtheiten für die Gesamttabelle als signifikant bestätigt. Die Anzahl der Freiheitsgrade errechnet sich aus (p-1)(q-1).

Die **Diskriminanzanalyse** kann zunächst zum Bestimmen der Art- bzw. Unterartzugehörigkeit von Individuen benutzt werden. Dazu wird mit diesem multivariaten Verfahren anhand der Meßwerte von Individuen, die zwei verschiedenen systematischen Gruppen angehören, eine *Trennformel* berechnet. In diese können dann Meßwerte von Exemplaren eingesetzt werden, deren Gruppenzugehörigkeit nicht bekannt ist; auf diese Weise erhält man einen Hinweis darauf, welcher der beiden Gruppen solch ein Exemplar angehört. Man kann auch bei einer signifikanten Trennung der beiden Gruppen die Gruppenzugehörigkeit der bei der Diskriminanzanalyse berücksichtigten Individuen nachträglich überprüfen. Näher erläutert ist die Handhabung der Formeln bei Bublitz (1985).

Eine Trennformel wird unter nachstehenden Forderungen errechnet:

1. Die durch die Formel berechneten Trennwerte zwischen den zu trennenden Gruppen sollen diese maximal unterscheiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

2. Die Standardabweichung der Trennwerte innerhalb der Gruppen soll 1 sein.
3. Die Trennung soll unabhängig von Geschlechts- und Größenunterschieden sein.

Der mittlere Sexualdimorphismus wird mit einer Zweiweg-ANOVA (Analysis of Variance) ermittelt. Er gibt die prozentuale Differenz der Mittelwerte eines Maßes für ♂♂ und ♀♀ an. Mit seiner Hilfe können die Meßwerte von ♂ auf ♀ oder von ♀ auf ♂ umgerechnet werden. In den vorliegenden Untersuchungen werden die Werte der ♀♀ denen der ♂♂ angeglichen.

Zur Elimination größenbeeinflußter Unterschiede wird die Allometrierechnung benutzt. Der Allometrieexponent a für ein *Vergleichsmaß* wird nach Ehrich & Rempe (1980: 41 f) berechnet. Hierfür dient als *Größenmaß* das dem Hirnvolumen proportionale Glasperlengewicht (s. S. 15), als *Bezugsmaß* ein Schädelmaß, welches eine möglichst gute Korrelation mit dem Hirnvolumen aufweisen sollte (meist Meßstrecke 21/21):

$$a = \frac{Syz}{Sxz}$$

$$Sxz = \sum_{k=1}^{M} \sum_{i=1}^{N} (x_{i,k} - \bar{x}_k)(z_{i,k} - \bar{z}_k)$$

$$Syz = \sum_{k=1}^{M} \sum_{i=1}^{N} (y_{i,k} - \bar{y}_k)(z_{i,k} - \bar{z}_k)$$

x = ln (Bezugsmaß)
y = ln (Vergleichsmaß)
z = ln (Größenmaß = Hirnvolumen)

Ein weiterer wichtiger Anwendungsbereich der Diskriminanzanalyse ist die Divergenzschätzung inter- bzw. intraspezifischer Gruppen. Als *Divergenzmaß* verwendet man das Quadrat des *verallgemeinerten Abstandes*. Dies ist der Abstand der Mittelwerte aller Trennwerte von Individuen zweier Gruppen. Da in der Rechnung die Größenunterschiede eliminiert werden, spricht man vom *größenunabhängigen* verallgemeinerten Abstand. Der Abstand D ist ein quantitatives Kriterium für die Unterscheidbarkeit zweier Populationen. Je größer D, desto besser sind alle Individuen bestimmbar. Bei gleicher effektiver Populationsgröße wächst D^2 durch genetische Drift im Mittel mit der Generationenzahl. Deshalb wird D^2 und nicht D als Maß für die Evolutionsrate divergierender Populationen, d. h. zur Beschreibung des phylogenetischen Abstandes, herangezogen.

Die Anzahl der für die Unterscheidung zweier Gruppen erforderlichen Variablen in einer Trennformel wird durch Anwendung der *Backward-Elimination* schrittweise reduziert. Dabei wird bei jedem Schritt die am schlechtesten trennende Variable ausgeschlossen. Diese Reduktion wird so lange fortgeführt, bis ein weiterer Ausschluß eine signifikante Verschlechterung der Trenneigenschaften dieser Formel bewirken würde. Die Berechnung der Divergenzmaße erfolgt vor Anwendung der Backward-Elimination.

Die in einer Trennformel auftretende additive Konstante ist so gewählt, daß die beiden Gruppenmittelwerte $M_{1,2}$ gleich weit von 0 entfernt sind; dies bedeutet, daß $M_1 = -\frac{D}{2}$ und $M_2 = +\frac{D}{2}$ ist.

Als eine weitere multivariate Methode wird die **kanonische Regressionsanalyse** benutzt. Dieses Verfahren dient hier vor allem dem Nachweis und der Beschreibung geographischer Variation. Die kanonische Regressionsanalyse kann als Sonderfall der MANOVA

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

(= Multivariate Analysis of Variance) angesehen werden. Mit ihrer Hilfe werden Korrelationen komplexer, n-dimensionaler Systeme aufgezeigt.

Zu jedem sich bei der kanonischen Regressionsrechnung ergebenden *kanonischen Korrelationskoeffizienten* erhält man ein Paar *kanonischer Komponenten.* Die eine Komponente wird aus einer ersten Menge von Variablen (hier logarithmierte Meßstrecken), die andere Komponente aus einer zweiten Menge von Variablen (hier Kugelfunktionen des Fundortes) berechnet. In Anlehnung an die multiple Regressionsrechnung kann man eine der beiden Variablengruppen als *Regressoren*, die andere als *Regressanden* bezeichnen. Man erhält somit kanonische Komponenten a) für die Regressoren, b) für die Regressanden. Statt dieser Termini werden im vorliegenden Rechenansatz die anschaulicheren Ausdrücke „morphometrische" und „geographische" kanonische Komponente benutzt.

Die kanonischen Komponenten erfüllen folgende Bedingungen:

1. Alle kanonischen Komponenten haben eine gesamte (= totale) Standardabweichung von 1.
2. Alle kanonischen Komponenten, die zu verschiedenen kanonischen Korrelationskoeffizienten gehören, sind untereinander unkorreliert.
3. Das zum gleichen kanonischen Korrelationskoeffizienten gehörige Komponentenpaar ist maximal korreliert.
4. Da verschiedene Paare korrelierter kanonischer Komponenten aufgrund der kanonischen Korrelationskoeffizienten absteigend geordnet werden, erfaßt jedes der Paare die von den vorhergehenden Paaren noch nicht einbezogenen Zusammenhänge maximal.

Die kanonischen Komponenten werden als formelmäßige Ausdrücke wiedergegeben, aus denen sich durch Einsetzen der morphometrischen Variablen die *morphometrischen* bzw. der geographischen Variablen die *geographischen kanonischen Werte* errechnen lassen. Die kanonischen Komponenten zerfallen in eine Menge von Komponentenpaaren mit signifikanter kanonischer Korrelation und in eine Menge von (in der Regel nicht interessierenden) Komponentenpaaren ohne signifikante Korrelation.

Auch bei der kanonischen Regressionsanalyse wird durch das benutzte Programm die Anzahl der Variablen für die Formeln mit einer Backward-Elimination reduziert.

Die kanonische Regressionsanalyse ist formal nahe verwandt mit der multiplen Diskriminanzanalyse. Der Hauptunterschied besteht darin, daß bei der kanonischen Regressionsanalyse die *totale* Varianz gleich 1 ist, während bei der multiplen Diskriminanzanalyse die Varianz *innerhalb verschiedener Fundorte* gleich 1 ist. Der Varianz innerhalb von Fundorten bei der multiplen Diskriminanzanalyse entspricht die Varianz der Residuen bei der kanonischen Regressionsanalyse.

Die Signifikanztests werden generell auf dem 95 %-Niveau durchgeführt. Die Schädelmeßwerte sind für alle Rechnungen in 0,01 mm bzw. in 0,1 mg, die übrigen Körpermeßwerte (Länge von Kopf — Rumpf, Schwanz, Ohr, Hinterfuß und Körpergewicht) dagegen in mm bzw. g angegeben. Bei der Anwendung und Interpretation aller maßbezogenen Angaben ist dies zu berücksichtigen. Es wird darauf hingewiesen, daß in allen Rechnungen der natürliche Logarithmus der Meßwerte verwendet wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die zu den statistischen Analysen entwickelten Auswertungsverfahren und Interpretationsansätze werden in ihrer Theorie und praktischen Durchführung in Verbindung mit den Ergebnissen in den entsprechenden Kapiteln bzw. bei Bublitz (1985) näher erörtert.

ZUR STELLUNG DER CAENOLESTIDAE INNERHALB DER MARSUPIALIA

Die Diskussion um die taxonomische Stellung der Caenolestidae innerhalb der Marsupialia hat die gesamte Beuteltier-Systematik entscheidend beeinflußt. Nach der ersten genauen Beschreibung rezenter Caenolestidae durch Thomas (1895 a, b) kam es zu kontroversen Meinungen über die phylogenetisch-systematische Stellung dieser Tiergruppe innerhalb der Marsupialia. Zwar war man sich einig in der Anerkennung der neuen Familie Caenolestidae Trouessart, 1898, doch bestanden Schwierigkeiten, diese Familie in das bestehende System einzugliedern. Wegen der auffälligen Prolongation und Pronation der ersten Schneidezähne des Unterkiefers sah man in den Caenolestidae lange Zeit neotropische Vertreter der von Australien bekannten Unterordnung Diprotodonta (Trouessart 1898, Sinclair 1905: 81, 1906: 443, Scott 1913, Boas 1918, Osgood 1921). Die zusätzliche Einbeziehung der Einteilung nach Syndactylie und Eleutherodactylie brachte indessen Komplikationen (z. B. Bensley 1903). Der Versuch, die widersprüchlichen Befunde an den rezenten Caenolestidae mit dem bisher gültigen System in Einklang zu bringen, führte zu unbrauchbaren Ergebnissen (z. B. Boas 1918). Eingehende Untersuchung an Gehirnen von *Caenolestes* und *Lestoros* (Obenchain 1925) mehrten die schon bestehenden Zweifel an einer Zugehörigkeit zu den Diprotodonta. Als ein gewichtiges Argument gegen eine solche Zugehörigkeit sah man das Fehlen eines Fasciculus aberrans an, eine für alle Diprotodonta charakteristische Kommissur zwischen den beiden Hemisphären des Gehirns. Mit zunehmender Kenntnis spezieller anatomischer Strukturen mehrten sich die Hinweise, daß man die diprotodonten Merkmale der Caenolestidae als Konvergenzen anzusehen habe (Bensley 1903, Dederer 1909, Broom 1911/1926, Baxter 1935, Abbie 1937). Schließlich legte Ride (1962) überzeugend dar, daß die diprotodonten Merkmale der Caenolestidae als „pseudodiprotodont" gewertet werden müssen, da ihr I_1 nicht dem der australischen Diprotodonta homolog ist.

Neuere Untersuchungen über die Spermien-Morphologie (Biggers & de Lamater 1963, 1965, Hughes 1965) und den Karyotyp (Hayman et al. 1971, Hayman 1977) wie auch der serologische Vergleich (Kirsch 1977) innerhalb der rezenten Beuteltier-Familien lassen die Trennung der Caenolestidae von den übrigen Marsupialia auf dem Niveau der Unterordnung gerechtfertigt erscheinen. Schon in den ersten beiden Veröffentlichungen weist Thomas (1895 a: 368, 1895 b: 876) auf Beziehungen der Caenolestidae zu den Paucituberculata Ameghino, 1894 hin. Bis dahin waren nur fossile Vertreter dieser distinkten und formenreichen Unterordnung bekannt. Bis auf den relativ unspezialisierten Zweig der rezenten Caenolestidae starben alle Formen bis zum Beginn des Pliozän (1,8 Mio Jahre) aus.

Der Vorschlag von Thomas, die Caenolestidae den Paucituberculata zuzuordnen, wurde bald von verschiedenen Autoren aufgegriffen (Ameghino 1903, Weber 1904,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Dederer 1909); Gregory (1910) schließt sich in der ersten umfassenden taxonomischen Revision der Marsupialia dieser Auffassung an. Heute führt man innerhalb der Marsupialia die Unterordnung Paucituberculata mit den rezenten und fossilen Caenolestidae neben den Unterordnungen Polyprotodonta und Diprotodonta. Es gibt gute Gründe für die Annahme, daß die Auftrennung der rezenten amerikanischen Beuteltiere erst nach der Abspaltung des australischen Zweiges erfolgt ist (vgl. hierzu Biggers & de Lamater 1965, Tyndale-Biscoe 1973, Kirsch 1977).

Eine gut erhaltene rechte Unterkieferhälfte (MACN 8464) aus der geologischen Formation des Santa Cruz (Patagonia, 23 bis 15 Mio Jahre), die von Reig (1955: 62) als Neotypus der fossilen Art *Stilotherium dissimile* Ameghino, 1887 beschrieben wurde, weist eine nahezu völlige Übereinstimmung hinsichtlich der Bezahnung und Proportionen mit den rezenten Caenolestidae auf (Marshall 1980: Fig. 6). Das Fehlen des I_2 ist nach meinen Untersuchungen an einem Abguß dieses Kieferknochens ein Artefakt. Die bemerkenswerte Ähnlichkeit läßt vermuten, daß sich die rezenten Caenolestidae seit dem frühen Miozän kaum wesentlich verändert haben.

Die Stellung der rezenten Caenolestidae innerhalb der Marsupialia präsentiert sich in der gegenwärtigen Systematik folgendermaßen:

Ordnung : Marsupialia Illiger, 1811
Unterordnung : Paucituberculata Ameghino, 1894
Überfamilie : Caenolestoidea Osborn, 1910
Familie : Caenolestidae Trouessart, 1898
Unterfamilie : Caenolestinae Sinclair, 1906
Tribus : Caenolestini Winge, 1923
Gattungen : fossil
Pseudalmarhiphus Ameghino, 1899
Stilotherium Ameghino, 1887
rezent
Caenolestes Thomas, 1895
Lestoros Oehser, 1934
Rhyncholestes Osgood, 1924

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

SYSTEMATIK DER REZENTEN CAENOLESTIDAE

Derzeitiger Stand der Systematik

Die historische Abfolge der Entdeckung neuer Formen beeinflußt die Entwicklungsrichtung eines Systems in entscheidendem Maße. Es genügt daher nicht, neu gewonnene Erkenntnisse dem vorhandenen System lediglich anzugliedern, ohne daß gleichzeitig eine erneute Abstimmung aller Aspekte aufeinander erfolgt; besonders geboten erscheint dies hinsichtlich der Systematik der rezenten Caenolestidae angesichts ganz offensichtlicher methodischer Mängel bei deren Erstellung (s. u.). Zum Verständnis der gegenwärtigen taxonomischen Situation dient daher der folgende Abriß der historischen Entwicklung der Systematik.

Historischer Überblick

1860 Erstmalig wird in einer kurzen Notiz von Tomes (1860: 213) der Fund eines kleinen spitzmausähnlichen Tieres in Ekuador angezeigt. Der genaue Fundort wird nicht angegeben. Nach Tomes (1860: 211) stammen die Exemplare der betreffenden Kollektion von zwei Fundorten und sind später durcheinander geraten. Der größere Teil scheint jedoch bei Pallatanga (Fundort 24) gefangen worden zu sein. Da der zweite Fundort bereits im „Oriente" liegt, stammt das Typus-Exemplar mit großer Wahrscheinlichkeit von Pallatanga. Eine Klassifizierung und Benennung des betreffenden Exemplares erfolgte nicht. Jedoch äußerte Tomes aufgrund einer Struktur, die er als rudimentären Beutel ansieht (s. o.), die Vermutung, daß es sich bei diesem Tier um einen Aplacentalier handelt.

1863 Tomes (1863: 50 f) benennt das erwähnte Exemplar *Hyracodon fuliginosus*. Jeglicher Hinweis auf Verwandtschaftsverhältnisse zu anderen Tiergruppen fehlt, und selbst die früher (1860) geäußerte Vermutung einer Beuteltierzugehörigkeit wird nicht wieder aufgegriffen. Deshalb und weil der Verbleib des Typus bis 1907 unbekannt war, erwies sich die Beschreibung für die weitere Forschung als unbrauchbar und geriet zunächst in Vergessenheit.

1880 Alston (1880: 195) vermerkt in einer Fußnote, daß *Hyracodon fuliginosus* möglicherweise eine distinkte Familie bildet. Außerdem verweist er darauf, daß der Gattungsname *Hyracodon* bereits praeoccupiert sei (*Hyracodon* Leidy 1856, ein fossiler Ungulat).

1895 Thomas (1895 a: 367 f) benennt die Gattung *Hyracodon* Tomes, 1860 um in *Caenolestes* und stellt ein von ihm untersuchtes weiteres Exemplar aus Kolumbien in diese Gattung. Beim Vergleich erweist sich die von Tomes (1863) gegebene Beschreibung als recht genau und zutreffend. Aber wegen der wesentlich größeren Körpermaße des zweiten Individuums hält Thomas es für eine neue Art, die er *Caenolestes obscurus* nennt. In einer weiteren Abhandlung gibt Thomas (1895 b) eine genaue Beschreibung der Gattung *Caenolestes* und weist auf Beziehungen zwischen dieser rezenten Tiergruppe und Vertretern der von Ameghino (1887, 1889, 1894) beschriebenen fossilen Beuteltierfamilien hin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

1917 Thomas (1917: 3) stellt mit der neuen Art *Orolestes inca* eine zweite rezente Gattung neben *Caenolestes* in die Familie Caenolestidae.

1920 Thomas (1920: 244—247) beschreibt *Orolestes inca* ausführlich und gibt einen Überblick über die bis dahin bekannten rezenten Caenolestidae.

1921 Osgood (1921) liefert eine ausführliche monographische Beschreibung von *Caenolestes obscurus*.

1921 Anthony (1921: 6) beschreibt die neue Art *Caenolestes caniventer*.

1923 Anthony (1923: 1—3) beschreibt die neue Art *Caenolestes tatei*.

1924 Anthony (1924: 1—3) beschreibt die neue Art *Caenolestes convelatus*.

1924 Osgood (1924: 169—172) beschreibt die neue Art *Rhyncholestes raphanurus* und richtet damit eine dritte Gattung neben *Caenolestes* und *Orolestes* ein.

1934 Tate (1934) benennt die Gattung *Orolestes* Thomas, 1917 um in *Cryptolestes* (nec. *Orolestes* MacLachlan, 1895: 21 — eine Libellengattung).

1934 Da auch der Gattungsname *Cryptolestes* praeoccupiert ist (nec *Cryptolestes* Ganglebauer, 1899: 608 — eine Käfergattung), kommt es durch Oehser (1934: 240) zur Umbenennung in *Lestoros* (= *Orolestes* Thomas, 1917).

Damit liegen nach dem derzeitigen Stand folgende Arten vor:

Caenolestes fuliginosus (Tomes, 1863)
Caenolestes obscurus Thomas, 1895 a
Caenolestes caniventer Anthony, 1921
Caenolestes tatei Anthony, 1923
Caenolestes convelatus Anthony, 1924
Lestoros inca (Thomas, 1917)
Rhyncholestes raphanurus Osgood, 1924

Erörterung

Die Gliederung der rezenten Caenolestidae in drei Gattungen wird heute vielfach in Frage gestellt. Simpson (1970: 41) z. B. hält eher ihre Unterscheidung auf Artniveau für biologisch angemessen.

Weitaus problematischer als der taxonomische Rang der drei distinkten Gruppen ist indessen die Aufgliederung der Gattung *Caenolestes* in fünf Arten. Schon Osgood (1924) und auch Autoren neuerer Arbeiten (z. B. Kirsch & Calaby 1977: 19) stellen die Berechtigung einer Trennung von *Caenolestes fuliginosus* und *C. obscurus* auf Artniveau in Frage. Daß dies in erster Linie das Problem einer uneinheitlichen Auffassung von *C. fuliginosus* und nicht so sehr eine Frage der Rangeinstufung ist, wird in den späteren Ausführungen deutlich werden. Die Originalbeschreibungen sind z. T. in ihrer Aussage nicht eindeutig, so daß die sichere Bestimmung eines Individuums in den meisten Fällen nicht möglich ist. So existiert für nur etwa $^{1}/_{3}$ des untersuchten Materials eine Angabe zur Art (s. Anh. 3). Aber auch diese Angaben erweisen sich häufig als nicht einwandfrei. Die Unzulänglichkeiten der gegenwärtigen Systematik sind überwie-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gend darin begründet, daß Thomas und Anthony sich bei ihren Originalbeschreibungen ausschließlich auf Angaben aus der Literatur berufen können und ihnen der Typus bzw. die Originalserie der Art(en) nicht vorlag, gegen die die neue Art abgegrenzt werden sollte. Zudem stützen sich die Beschreibungen z. T. auf Merkmalsunterschiede, die in der Praxis nicht brauchbar sind (z. B. Fellfärbung, Schmelzstrukturen an den Inzisiven). Die anläßlich dieser Arbeit durchgeführte Überprüfung aller Typusexemplare und der Serien, die den Autoren zum Vergleich vorlagen, macht die Gründe der verschiedenen Mißverständnisse deutlich und führt zu einer veränderten Sicht des Sachverhaltes:

1. Ohne das von Tomes (1863) unter dem Namen *Hyracodon fuliginosus* beschriebene sehr kleine (juvenile) Exemplar zum Vergleich heranziehen zu können, beschreibt Thomas (1895 a) das zweite bekannt gewordene relativ große Tier als die neue Art *Caenolestes obscurus.* Nachdem Thomas (1920) der Typus von *C. fuliginosus* zum Vergleich vorlag und er erkannt hatte, daß es sich hierbei um ein juveniles Tier handelt, rechtfertigt er die Beibehaltung der zunächst vornehmlich auf den Größenunterschied gegründeten Art *C. obscurus* (aus Kolumbien) unter Bezugnahme auf zwei weitere (bis dahin die einzigen) Exemplare von *C. fuliginosus* aus Ekuador (BMNH 15.11.25.5/6), von denen 1 Schädel und 2 Bälge existieren (der Schädel wurde hier unter der Nr. 209 berücksichtigt). Thomas (1920: 246) erklärt den juvenilen Typus für Vergleichszwecke als nutzlos und verweist in diesem Zusammenhang auf die adulten Tiere, von denen er sagt, daß es sich zweifelsfrei um *C. fuliginosus* handelt. Er stützt diese Aussage hauptsächlich darauf, daß bei den Exemplaren aus Ekuador einschließlich des Typus die Ethmoidallücken (fast) geschlossen sind; die Ethmoidallücken der Thomas vorliegenden Exemplare von *C. obscurus* (Typus und 2 weitere Tiere: BMNH 96.1.7.1-3) aus Columbien sind dagegen geöffnet (s. Punkt 4.). Diese Befunde lassen sich an dem betreffenden Material uneingeschränkt bestätigen.

2. Anthony (1921) beschreibt die neue Art *Caenolestes caniventer* weitgehend aufgrund der Fellfärbung, die er jedoch nur von konserviertem Vergleichsmaterial her beurteilt. Dabei bleiben eventuelle jahreszeitliche Änderungen in der Färbung sowie die durch die Konservierung hervorgerufenen unberücksichtigt. Neben einer Typusserie von 9 Exemplaren der neu beschriebenen Art *C. caniventer* (AMNH 47170-8: 5 Schädel, 9 Bälge) aus Ekuador (Fundorte 9, 55) standen Anthony zum Vergleich 1 Exemplar von *C. obscurus* aus Kolumbien (Fundort 3) und 3 Exemplare, die er als *C. fuliginosus* bezeichnet (2 Schädel, 3 Bälge) aus Ekuador (Fundort 31, 25) zur Verfügung, deren Identität jedoch nicht dokumentiert ist. Ganz offensichtlich ist aber die Form, die Anthony hier und auch in der Folgezeit für *C. fuliginosus* hält, nicht identisch mit der von Thomas (1920) als *fuliginosus* identifizierten (s. Punkt 1, 4). Dies geht aus den Angaben hervor, die Anthony (1923) bei der Beschreibung einer weiteren Art *C. tatei* macht. Er stellt dort fest, daß offenbar keine bemerkenswerten Unterschiede an den Schädeln von *C. tatei* und *C. fuliginosus* vorhanden sind.

3. Die gleichen Einwände wie bei *Caenolestes caniventer* müssen für *C. tatei* gegen die angegebenen Unterscheidungskriterien hinsichtlich der Fellfärbung erhoben werden. Ebensowenig können die von Anthony (1923, 1924) angegebenen Zahnmerkmale (Schmelzstrukturen an den $I^{2,3}$) zumindest nach dem bisher vorliegenden Material als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

verbindliche Kriterien zur Artunterscheidung angeführt werden, da eine auf Abnutzung zurückzuführende individuelle Variation dieses Merkmals die gesicherte Aussage über seinen systematischen Wert nicht zuläßt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß von den 3 am Fundort des Typus von *C. tatei* gefangenen Tieren 2 Exemplare von Anthony (1923: 2) als *C. caniventer* erkannt werden.

4. Bei der Gegenüberstellung von *Caenolestes fuliginosus* und *C. obscurus* unterläuft Thomas (1920: 246 f) ein eklatanter Fehler. Wie ich bei einer Überprüfung der von Thomas untersuchten Exemplare feststellen mußte und wie es sich auch aus dem Vergleich mit weiteren Aussagen in dieser Abhandlung ergibt, wurden an entscheidender Stelle des Textes die Namen der beiden Arten vertauscht. Zur Verdeutlichung dieses Irrtums sei das Original in den betreffenden Passagen zitiert:

S. 245
"Externally hardly distinguishable from *Coenolestes* (sic!) *fuliginosus* (Anm.: verglichen wird hier *Orolestes* = *Lestoros inca*), being of the same size and proportions, and of the same dull grayish-brown (near 'clove-brown') color above, *C. obscurus* being more strongly brown in tone, though this difference may possibly be due to the fading of the specimens of the latter. Undersurface paler brown, the ends of the hairs drabby brown; in *C. fuliginosus* the ends of the belly hairs are dull grayish-white."

S. 246
"The recent specimens of the Coenolestidae (sic!) as yet known are as follows:
The type of *Hyracodon fuliginosus* Tomes, Ecuador, B.M. No. 7.1.1.191. A young specimen preserved in spirit. This historic example, described in 1863, was not accessible when I wrote my paper on *Coenolestes* in 1895. Two skins (one skull only) from Gualea, Ecuador, collected in 1914 and presented by W. Goodfellow, Esq., B.M. Nos. 15.11.25.5-6 (Anm.: .6 = Nr. 209 mit geschlossenen Ethmoidallücken!). These undoubtedly represent true *fuliginosus*, and are of particular value, owing to the type's age and condition rendering it useless for any close comparison."

S. 246 f
"When describing *Coenolestes obscurus* (Anm.: Thomas 1895 a) I distinguished it from *C. fuliginosus* mainly by size, but as Tomes' type proved to be young, there was until recently nothing to show whether the two species were or were not distinct. Now, however, I am able to state, on the evidence afforded by Mr. Goodfellow's specimens, that <u>*C. obscurus*</u> has rather larger teeth than <u>*C. fuliginosus*</u> (first three molariform teeth 6.2 instead of 5.5 or less); that it is grayer and less brown in color above, exactly as in *Orolestes inca*, washed with grayish white below, instead of brown; and, finally, that it is distinguished from both the other members of the family by the anteorbital vacuities (= Ethmoidallücken) being filled in with bone (Anm.: die hier angeführten Charakteristika können an dem betreffenden Material nur bei Austausch der beiden unterstrichenen Namen bestätigt werden; schon der folgende Satz bestätigt den Irrtum). In the young specimen, the type, there is still a narrow unossified cleft between the outer corners of the nasals and the maxillae, but in the adult specimen even this is almost completely closed up."

Nach diesem fehlerhaften Text werden *Caenolestes fuliginosus* offene und *C. obscurus* geschlossene Ethmoidallücken zugeschrieben. Dies hatte unmittelbar schwerwiegende Mißinterpretationen zur Folge. So bestimmt Lönnberg (1921: 72 f) zwei bei Gualea (Fundort 10) gefangene Exemplare mit fehlenden Ethmoidallücken unter Bezugnahme auf Thomas (1920) als *C. obscurus*. Diese Tiere wären nach Thomas (1920) bei richtiger Interpretation des Textes als *C. fuliginosus* und nach Anthony (1924) als *C. convelatus* zu bestimmen. Cabrera (1957) korrigiert *C. obscurus* (Lönnberg 1921) auf *C. convelatus* Anthony, 1924; die Ursachen der Unstimmigkeiten im System werden damit aber nicht erkannt.

Anthony (1924) bemerkt die Unstimmigkeit bei Thomas (1920) zwar, jedoch nur in bezug auf *C. obscurus*; einige Exemplare, die von Thomas als *C. obscurus* bestimmt worden waren, lagen Anthony für seine Untersuchungen vor, dagegen stand ihm jedoch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

kein von Thomas als *C. fuliginosus* identifiziertes Material zur Verfügung. Er stellt daher fest, daß bei *C. obscurus* entgegen der Angabe von Thomas (1920) ganz offensichtlich Ethmoidallücken vorhanden sind (1924: 1, Fußnote 2). So bestimmt Anthony ca. 120 in den Jahren 1923—24 gefangene Exemplare mit deutlichen Ethmoidallücken als *C. fuliginosus* ohne Kenntnis des Typus. Diesen Exemplaren stellt Anthony (1924) dann jedoch 10 Exemplare mit fehlenden Ethmoidallücken (AMNH 64453-62) als eine neue Art *Caenolestes convelatus* gegenüber. Nach Thomas (1920) wären diese Tiere ausnahmslos als *Caenolestes fuliginosus* zu bezeichnen. Obgleich Anthony den Typus von *Caenolestes fuliginosus* nicht untersuchen konnte, setzt sich seine Auffassung in der Folgezeit durch.

Diese Unstimmigkeiten und die dadurch verursachte Destabilisierung im System der rezenten Caenolestidae sind bis heute offenbar nicht erkannt worden. Ein wesentliches Anliegen dieser Studie ist es, die Stabilität und Universalität der Nomenklatur hinsichtlich der rezenten Caenolestidae wiederherzustellen. Es wird daher in einem ersten Schritt völlig unabhängig von einer vorgegebenen systematischen Einteilung nach einer natürlichen Gruppierung gesucht, anhand derer dann in einem zweiten Schritt die Klassifikation der ermittelten Gruppen vorgenommen werden kann. In Anbetracht der Unzulänglichkeiten in der bestehenden Systematik erfolgen alle Untersuchungen ohne gesonderte Behandlung der Typus-Exemplare. Zur Erörterung der sich daraus ergebenden nomenklatorischen Konsequenzen wird dann jedoch wieder der Bezug zu der bislang gebräuchlichen Systematik und Nomenklatur hergestellt.

Um der endgültigen Nomenklatur nicht vorzugreifen und Unklarheiten in der Namengebung zu vermeiden, werden zunächst der Einfachheit halber die bisher gebräuchlichen Gattungsnamen *Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes* zur Kennzeichnung der drei Gruppen weiter verwendet, ohne damit jedoch eine Aussage über ihren taxonomischen Rang implizieren zu wollen. In den nachfolgenden Untersuchungen kann indessen davon ausgegangen werden, daß diese drei Gruppen zumindest sichere Arten sind, denn aufgrund der großen geographischen Distanz ihrer Verbreitungsgebiete muß eine weit zurückreichende genetische Isolation angenommen werden, was auch in den deutlichen morphologischen Unterschieden am Schädel offensichtlich wird. Inwieweit eine feinere Untergliederung zulässig bzw. erforderlich ist, wird zunächst getrennt für die drei Gruppen *Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes* anhand a) qualitativer Merkmale und b) craniometrisch erfaßter Unterschiede untersucht. Die unter Berücksichtigung beider Gesichtspunkte ermittelte Gruppierung kann dann die Grundlage für eine Rangeinstufung sein.

Metrisch nicht erfaßbare Merkmale am Schädel

Übersicht

Es sollen zunächst die rein qualitativen, metrisch nicht erfaßbaren Merkmale behandelt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die bisher gültige Systematik der rezenten Caenolestidae basiert im wesentlichen auf qualitativen Merkmalen. Auch Körpermaße werden dort nur deskriptiv behandelt. Die der heutigen Systematik zugrundeliegenden, seinerzeit für einzelne Exemplare oder eine kleine Gruppe beobachteten Einzelheiten sollen in dieser Arbeit nur dann Unterscheidungskriterien darstellen, wenn sie sich an einer hinreichend großen Anzahl von Exemplaren eindeutig nachweisen lassen; daß ein Teil der früheren Angaben als Kriterien hinsichtlich einer Untergliederung der Gattung *Caenolestes* unbrauchbar sind (z. B. Fellfärbung, Schmelzstrukturen an den Incisiven), wurde bereits oben erwähnt.

Die drei Gruppen *Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes* lassen sich durch wenige auffällige qualitative Schädelmerkmale eindeutig gegeneinander abgrenzen:

Lestoros zeigt gegenüber *Caenolestes* bedeutende Unterschiede im Gebiß (Abb. 9, 10). Der C^1 von *Lestoros* ist in beiden Geschlechtern doppelt bewurzelt und wird wegen der sich hieraus ergebenden Ähnlichkeit mit einem Praemolar nach Thomas (1920) als praemolariform bezeichnet. Dazu tritt bei *Lestoros* eine Verlagerung des C^1 nach hinten auf, so daß er bei Buccalansicht mehr oder weniger weit im Maxillare zu liegen scheint (Abb. 10); die Palatinalansicht (Abb. 6) zeigt jedoch, daß die Sutur von Praemaxillare und Maxillare an der Vorderkante des Zahnes verläuft. Der C^1 von *Lestoros* weist nicht, wie bei den beiden anderen Gruppen, einen Geschlechtsdimorphismus auf. Ferner ist der P^1 bei *Lestoros* im Vergleich zu dem (stets doppelt bewurzelten) von *Caenolestes* und *Rhyncholestes* in seiner Größe stark reduziert. Vielfach ist er einfach bewurzelt und stiftartig, gelegentlich fehlt er auch.

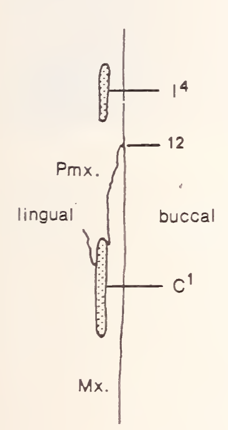


Abb. 6: Verlauf der Sutur Praemaxillare/Maxillare bei *Lestoros* (Palatinalansicht)

Noch auffälliger sind die Unterschiede von *Rhyncholestes* gegenüber *Caenolestes* und *Lestoros*: Der Schädel von *Rhyncholestes* wirkt insgesamt, besonders aber im Facialbereich, wesentlich schlanker (Abb. 2). Die Incisivi weisen an der Hinterkante der Schneide eine charakteristische tiefe Einbuchtung auf (Abb. 2, 13). Die ♀♀ besitzen einen praemolariformen C^1, der bei den zwei untersuchten Exemplaren allerdings nicht,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

wie von Osgood (1924: 171) angegeben, doppelt bewurzelt ist. Maxillare und Palatinum sind in der Schädelmediane (bei Meßpunkt 9) auseinandergewichen, so daß statt der paarigen Fenestrae palatinales eine einheitliche Öffnung vorliegt; diese Tatsache macht für *Rhyncholestes* eine modifizierte Definition von Meßpunkt 9 erforderlich (s. S. 17).

Aber auch innerhalb dieser drei Gruppen lassen sich am Schädel deutliche Merkmalsunterschiede beobachten, deren Brauchbarkeit für eine Gruppenuntergliederung im Anschluß an ihre Beschreibung getestet wird. In den meisten Fällen handelt es sich um Alternativmerkmale. Die häufiger auftretende Merkmalsausbildung, von der angenommen werden kann, daß sie die durchschnittliche Normalform repräsentiert, wird im folgenden als **median** bezeichnet, die davon abweichende, seltener auftretende als **deviant**. Diese Unterschiede betreffen bei

Caenolestes

Ethmoidallücke

In der Regel läßt sich bei *Caenolestes* deutlich eine Ethmoidallücke erkennen (s. S. 9). Bei einigen Exemplaren verschließt der hintere Bereich des Nasale diese Lücke jedoch mehr oder weniger vollständig. Exemplare mit dem devianten Merkmal fehlender Ethmoidallücken sind in beiden Geschlechtern vertreten, so daß es sich hier nicht um einen Geschlechtsdimorphismus handelt. Tiere, die zwischen Nasale und Maxillare nur einen schmalen Spalt, nicht aber eine typische Ethmoidallücke aufweisen, stehen auch im gesamten Schädelhabitus denen ohne Ethmoidallücke deutlich näher. Sie werden daher für den Test der Gruppe ohne Ethmoidallücke zugerechnet. Die unterschiedlichen Ausprägungen der Ethmoidallücken sind in Abb. 7 dargestellt.

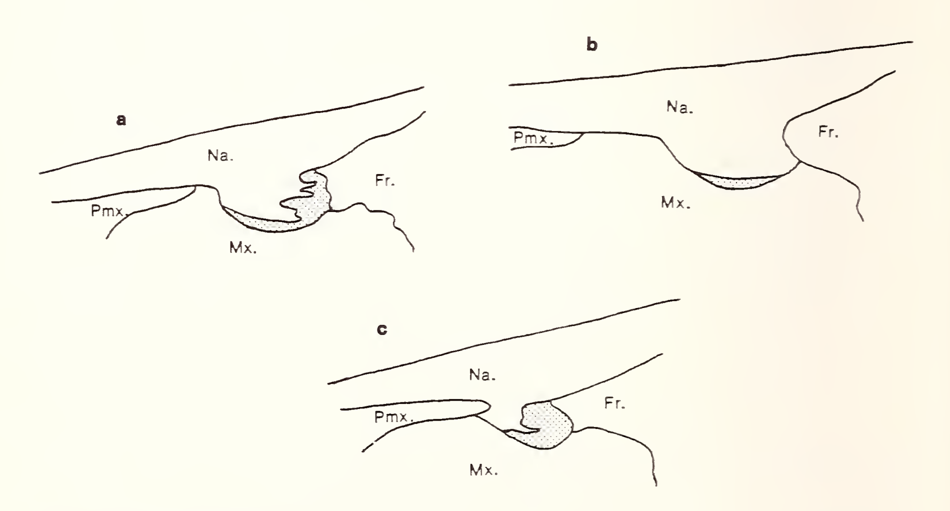


Abb. 7: Ethmoidallücken
a) *Caenolestes* MNHK 124014 (von Fundort 53); b) *Caenolestes* FMNH 70894 (von Fundort 50); c) *Lestoros* MVZB 116044 (von Fundort 16)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die Ethmoidallücken sind, anders als die weiteren hier aufgeführten Merkmale, schon für die bislang praktizierte systematische Gliederung von *Caenolestes* ein wesentliches Unterscheidungskriterium gewesen.

Ausprägung des C^1 bei ♀♀

Osgood (1921: 118) erwähnt für *Caenolestes* einen geschlechtsspezifischen Größenunterschied des Caninus im Oberkiefer. Ein Hinweis auf den im folgenden beschriebenen geschlechtsbedingten Formunterschied des C^1 findet sich bislang in der Literatur nicht. Im Gegensatz zum dolchförmigen C^1 der ♂♂ (Abb. 9 a) ist der C^1 bei 57 von 74 untersuchten ♀♀ nicht nur kürzer, sondern auch weniger stark caudad gebogen und an seiner Basis verbreitert (Abb. 9 b). Im allgemeinen ist bei *Caenolestes* der C^1 der ♀♀ ebenso wie der der ♂♂ einfach bewurzelt. Bei einigen der 57 ♀♀ treten aber auch (wie generell bei *Lestoros* in beiden Geschlechtern) doppelt bewurzelte Canini (Abb. 8) sowie



Abb. 8: Caninus von AMNH 64412 (*Caenolestes* ♀). Maßstab: 1 mm

Übergangsformen auf, bei denen die einfache Wurzel wie die Basis verbreitert ist und eine mehr oder weniger deutliche Längsfurche aufweist. Für weibliche *Caenolestes* ist die gedrungene Form des C^1 mit seinen deutlich vom C^1 der ♂♂ unterscheidbaren Charakteristika der Normalfall. Als deviant müssen daher die 10 weiblichen Exemplare gewertet werden, die diesen Geschlechtsdimorphismus nicht aufweisen, indem ihr C^1 auffällig verlängert und gebogen ist und sich nicht von dem der am gleichen Ort gefundenen ♂♂ unterscheiden läßt. Zu dieser devianten Gruppe werden 7 weitere weibliche Exemplare gerechnet, deren C^1 ebenfalls die verlängerte Form aufweist, jedoch in einem kleinen caudalen Schmelzhöcker geringfügig Anklänge an die für ♀♀ sonst typische Form zeigt (Abb. 9 c).

Basioccipitale

Im Schädelbasisbereich zeigen sich die rezenten Caenolestidae in den Proportionen und Konturen weitgehend sehr einheitlich. Aber auch hier lassen sich bei einigen Exemplaren Abweichungen von der medianen Merkmalsausprägung feststellen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

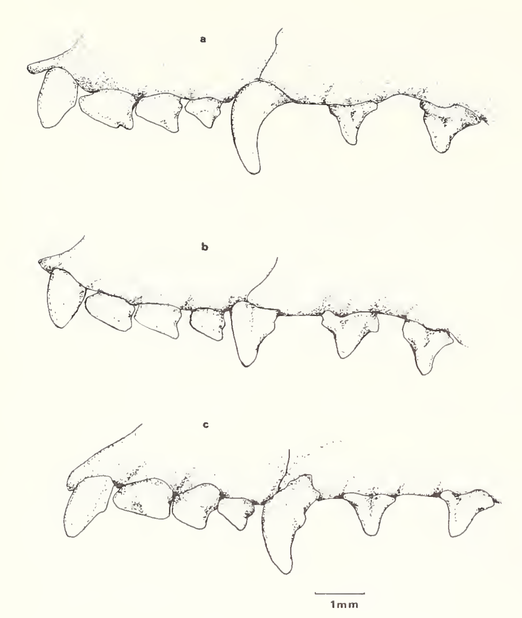


Abb. 9: Oberkiefergebiß I¹-P² von *Caenolestes*
a) ♂ BMNH 34.9.10.269; b) ♀ BMNH 54.287; c) ♀ FMNH 70903

1. Die Einbuchtung des Basioccipitale zwischen den Condylen bei Meßpunkt 6 ist erweitert.
2. Zwischen den Hinterhauptscondylen ist das Basioccipitale in die Schädelhöhle hineingewölbt.

Cingulum des M²

Das Cingulum des zweiten Oberkiefermolaren zeigt bei Meßpunkt 30 in etwa 25 % der Fälle eine Unterbrechung median auf der Buccalseite. Das Entstehen dieses Merkmals durch Abnutzung ist auszuschließen.

Lestoros

Ethmoidallücke

Auch bei *Lestoros* finden sich wie bei *Caenolestes* vereinzelt Schädel ohne Ethmoidallücken. Diese Exemplare weisen daneben weitere, im folgenden beschriebene Besonderheiten gegenüber solchen mit Ethmoidallücken auf:

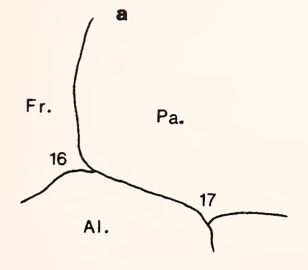
1. Der in bezug auf Meßpunkt 12 sehr weit caudad verschobene C¹ (s. o.) trägt an seiner Vorderkante einen zusätzlichen Höcker (Abb. 10 c); der Umriß dieses Zahnes ist daher für einen Caninus gänzlich untypisch.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



Abb. 10: Oberkiefergebiß I^1-P^2 von *Lestoros*
a) ♂ MVZB 116044; b) ♂ FMNH 75117; c) ♀ NMNH 194397

2. Der Jochbogen ist im Bereich zwischen den Meßpunkten 19 und 20 verhältnismäßig schmal.
3. Bei *Lestoros* weist der Suturverlauf im Bereich von Meßpunkt 16 (Frontale/Parietale/Alisphenoid) an Schädeln mit Ethmoidallücken eine deutliche Abweichung gegenüber allen übrigen rezenten Caenolestidae auf. Die Sutur beschreibt hier einen mehr oder weniger ausgeprägten caudad gerichteten Bogen (Abb. 11). An *Lestoros* ohne Ethmoidallücken ist dieses Merkmal nicht zu finden.



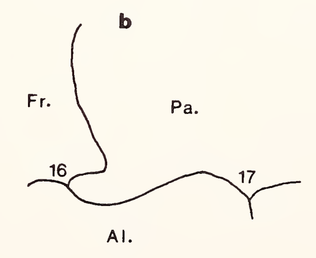


Abb. 11: Suturverlauf bei Meßpunkt 16
a) bei *Caenolestes*, und bei *Lestoros* mit geschlossenen Ethmoidallücken; b) bei *Lestoros*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Aus diesem Merkmalskomplex scheinen sich für *Lestoros* zwei gut unterscheidbare Gruppen zu ergeben. Die Möglichkeit, daß es sich hier um geschlechtsspezifische Unterschiede handelt, kann ausgeschlossen werden, da von beiden Formen sowohl männliche wie auch weibliche Exemplare vorliegen. Einen wichtigen Hinweis auf die Gruppenzugehörigkeit des Typus von *Lestoros* (♂ NMHN 194401) liefert die aus Thomas (1920: Plate 15, Fig. 5) übernommene Abb. 12. Der Typus zeigt hier deutlich die aberrante Form des C¹. Dieser Anhaltspunkt ist gerade deshalb von besonderer Bedeutung, weil dieses Typusexemplar nicht untersucht und craniometrisch erfaßt werden konnte.

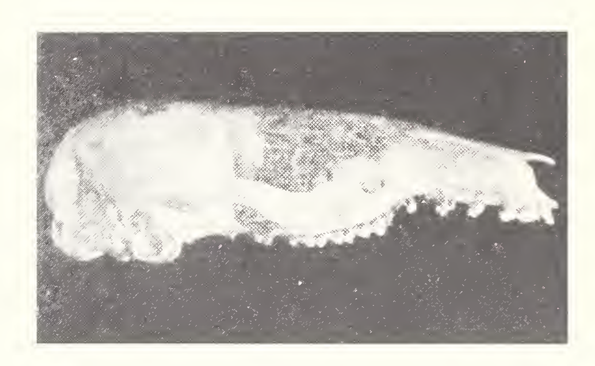


Abb. 12: Schädel des Typus von *Lestoros inca* (übernommen aus Thomas, 1920: Plate 15, Fig. 5)

Ausprägung des C¹

Im Gegensatz zu *Caenolestes* und *Rhyncholestes* ist bei *Lestoros* kein Geschlechtsdimorphismus am C¹ erkennbar. Neben der oben erwähnten gänzlich aberranten Form gibt es ebenfalls spitze, aber an der Basis verbreiterte C¹ (Abb. 10 b).

Ausbildung des P¹

Der erste Praemolar des Oberkiefers ist bei den rezenten Caenolestidae normalerweise doppelt bewurzelt. Bei *Lestoros* zeigt dieser Zahn aber eine Tendenz zur Reduktion. Er ist verhältnismäßig klein und bei etwa der Hälfte der untersuchten Schädel einfach bewurzelt und vielfach stiftzahnförmig; z. T. fehlt er sogar. Für *Lestoros* scheint der reduzierte P¹ medianes Merkmal zu sein, während er für die Gesamtheit der rezenten Caenolestidae deviant ist.

Rhyncholestes

Ausprägung des C¹ der ♀♀

Hinsichtlich des C¹ besteht bei *Rhyncholestes* (wie bei *Caenolestes*) ein Geschlechtsdimorphismus. Im einzelnen finden sich jedoch auch augenfällige Unterschiede im Bau des C¹ der beiden von mir untersuchten ♀ ♀ (Abb. 13), von denen das eine vom Festland, das andere von einer der Küste vorgelagerten Insel (Isla de Chiloé) stammt. Ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

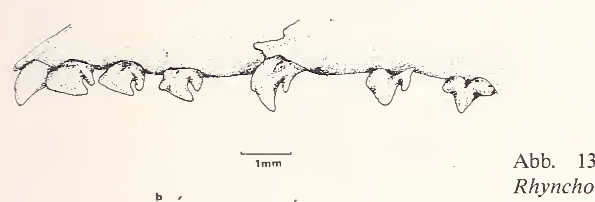


Abb. 13: Oberkiefergebiß I^1-P^2 von *Rhyncholestes* — a) ♀ FMNH 22422; b) ♀ BMNH 75.1723

erst kürzlich am Río Yaldad (43° 15'W, 73° 45'S) auf Chiloé gefangenes Exemplar (Pine et al. 1979: 343, Fig. 1 und 2) wurde von den Autoren als ♀ bestimmt. Der C^1 auf den mir von Lic. J. Yáñez vom Museo Nacional de Historia Natural, Santiago/Chile freundlicherweise zur Verfügung gestellten Fotos des Schädels gibt jedoch keinen Hinweis darauf, daß es sich tatsächlich um ein ♀ handelt; vielmehr ist dieses Exemplar wohl ein verhältnismäßig junges ♂.

Auswertung

Es zeigt sich, daß sich das Vorkommen der devianten Form eines Merkmals in der Mehrzahl der Fälle auf bestimmte geographische Regionen beschränkt. Die Annahme einer geographischen Gruppenbildung liegt also nahe. Es wurde daher geprüft, ob der Tierbestand der einzelnen Fundorte bzw. Fundgebiete hinsichtlich der Merkmalsverteilung unterschiedlichen Grundgesamtheiten zuzurechnen ist. Der Entscheidung in dieser Frage dient der G^2-Test (s. S. 18 f). Im einzelnen wird bei dem Test folgendermaßen vorgegangen:

Jeder Fundort (Zeilen) wird zunächst in der Kontingenztafel gegen die zu untersuchenden Merkmalsformen (Spalten) aufgetragen. Ist der für diese Tafel ermittelte G^2-Wert signifikant, d. h. liegt er über dem entsprechenden χ^2-Tabellenwert, so wird angenommen, daß unterschiedliche Grundgesamtheiten vorliegen. In diesem Fall wird dann geprüft, ob innerhalb der Tabelle einzelne Fundorte zu Gruppen zusammengefaßt werden müssen, da sich für sie keine signifikante Unterscheidbarkeit ergibt. Hierzu wird für alle Zweierkombinationen der Fundorte der G^2-Wert bestimmt. Ist der kleinste ermittelte G^2-Wert nicht signifikant, so werden die zugehörigen Fundorte zusammengefaßt. Dieses Verfahren wird für die derart modifizierte Tabelle so lange wiederholt, bis alle verbliebenen Gruppen gegeneinander eine signifikant verschiedene Merkmalsverteilung haben. Für jedes Merkmal ist diese letzte Tabelle mit dem zugehörigen G^2-Wert angegeben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Caenolestes

Tabelle 5: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Ethmoidallücken bei *Caenolestes*

offen = m(edian); (fast) geschlossen = d(eviant)

	m	d	Σ
A	148	0	148
B	0	24	24
C	2	2	4
Σ	150	26	176

$G^2 = 141{,}8536$

$\chi^2_{2/0,95} = 5{,}991$

Fundorte:

A :	1	2	3	4	5	6	8	9	11	13	18	19	20	24	25	26	28
	30	31	32	33	34	35	37	38	39	41	42	43	44	45	46	47	48
	49	51	52	53	54	55	58										
B :	7	10	14	40	50												
C :	21	27															

Die Fundortgruppe B umfaßt ausschließlich Tiere ohne Ethmoidallücken und zerfällt in zwei Gebiete, die rund 700 km voneinander entfernt liegen. Inwieweit hier dennoch von einer einheitlichen Gruppe ausgegangen werden kann, muß an dieser Stelle unentschieden bleiben. An beide Gebiete der Gruppe B schließen sich die Gebiete der Gruppe C an, aus denen je ein Tier mit dem devianten und ein Tier mit dem medianen Merkmal stammen. Es muß angemerkt werden, daß die beiden Tiere (Nr. 106, 107) vom Fundort 21 (der mit „Old Santo Domingo Trail" nur sehr unpräzise gekennzeichnet ist) an der gleichen Trasse in sehr unterschiedlicher Höhe (ca. 700 m Differenz) gefangen wurden; es ist daher anzunehmen, daß die exakten Orte relativ weit auseinanderliegen. Das Exemplar Nr. 107 mit den devianten Schädelmerkmalen wurde zudem in einer Höhe gefangen, aus der auch die devianten Tiere des benachbarten Fundortes 14 (Las Máquinas) stammen.

Das Fehlen der Ethmoidallücken und der im ganzen derbere Schädelbau aller devianten Tiere aus B und C ist schon früh bemerkt worden und hat zur Abtrennung der Art *Caenolestes convelatus* Anthony, 1924 geführt (s. o.), wobei anzumerken ist, daß damals lediglich Tiere aus dem südlich gelegenen Gebiet (Fundort 14) bekannt waren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 6: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal C^1der ♀♀ bei *Caenolestes*

typische Form = m; aberrante Form = d

	m	d	Σ
D	57	0	57
E	1	16	17
Σ	58	16	74

$G^2 = 69,6610$

$\chi^2_{2/0,95} = 3,841$

Fundorte:

D : 2 5 6 11 13 19 25 26 28 31 33 34 35 38 39 41 46
47 48 49 51 52 53 54 55 58

E : 7 10 14 21 27 40 50

Die Fundortgruppe E (aberranter C^1 bei ♀♀) deckt sich mit den Fundortgruppen B und C. Allen ♀♀ aus C mit aberrantem C^1 fehlen zugleich die Ethmoidallücken. Das weist auf die Möglichkeit hin, daß alle Tiere aus C ohne Ethmoidallücken der Grundgesamtheit aus B zuzurechnen sind. Diese Vermutung ist mit craniometrischen Methoden näher zu prüfen.

Tabelle 7: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Basioccipitale bei *Caenolestes*

Normal = m; bei 6 tiefe, weite Einbuchtung = d_1; bei 6 nach innen gewölbt = d_2

	m	d_1	d_2	Σ
F	123	0	0	123
G	27	4	0	31
H	4	4	0	8
I	8	0	3	11
Σ	162	8	3	173

$G^2 = 46,9720$

$\chi^2_{2/0,95} = 12,592$

Fundorte:

F : 1 2 3 4 5 7 9 10 11 13 14 18 19 20 21 24 25
27 28 30 32 33 34 37 38 39 40 42 43 44 45 47 48 49
50 51 52 53

G : 1 31 35

H : 8 26

I : 41 46

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Für die abweichende Form d_1 des Basioccipitale läßt sich eine geographische Gruppenbildung nicht stichhaltig begründen: Die 5 Fundorte der Tiere mit dieser Merkmalsausbildung liegen z. T. weit voneinander entfernt; dazu ist die Anzahl der Träger des Merkmals gering, gemessen an der Gesamtzahl der untersuchten Tiere.

Die abweichende Form d_2 findet sich ausschließlich in der Fundortgruppe I. Obwohl die beiden Fundorte 41 und 46 benachbart sind, wird man auch hier keine distinkte geographische Gruppe postulieren können, da das Gesamtbild der Schädel aus I im übrigen in hohem Maße mit dem der Schädel aus anderen im Umkreis gelegenen Fundorten übereinstimmt.

Tabelle 8: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Cingulum des M^2 bei *Caenolestes*

normal = m; unterbrochen = d

	m	d	Σ
J	65	0	65
K	2	9	11
L	63	34	97
Σ	130	43	173

$G^2 = 57{,}9192$

$\chi^2_{2/0,95} = 5{,}991$

Fundorte:

J : 1 2 4 5 6 7 8 10 14 18 20 21 24 25 30 32 33 34 37 38 40 43 45 49 51 52 53 55

K : 9 28 44 48 58

L : 3 11 13 19 26 27 31 35 39 41 42 46 47 50 54

Die zahlreichen Fundorte von Tieren mit einem abweichend geformten Cingulum am M^2 sind über das ganze Verbreitungsgebiet verteilt, so daß von einer geographischen Gruppenbildung nicht gesprochen werden kann.

Von den für *Caenolestes* untersuchten qualitativen Merkmalen erweisen sich nur die Unterschiede in der Ausbildung der Ethmoidallücken und des C^1 als brauchbar für systematische Zwecke. Bei den übrigen Merkmalen kann es sich z. B. um polytope Verbreitung (wie in den Gruppen K und L) oder individuelle Variation handeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Lestoros

Tabelle 9: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Ethmoidallücken bei *Lestoros*

offen (C^1 normal, Jochbogen breit, Sutur bei 16 mit Bogen) = m;
geschlossen (C^1 aberrant, Jochbogen schmal, Sutur bei 16 ohne Bogen) = d

	m	d	Σ
M	18	0	18
N	12	4	16
O	4	7	11
Σ	34	11	45

$G^2 = 17{,}6381$
$\chi^2_{2/0{,}95} = 5{,}991$

Fundorte:
M : 15 16 22 29
N : 56 57
O : 17

Hinsichtlich des hier untersuchten Merkmalskomplexes ergeben sich drei geographische Gruppen. In der östlichen Gruppe M sind ausschließlich Tiere mit offenen Ethmoidallücken, also mit der medianen Merkmalsausbildung, vertreten, während die beiden eng benachbarten westlichen Gruppen N und O daneben auch Exemplare der devianten Form enthalten. Eine Zusammenlegung dieser beiden Gruppen ist aber aufgrund ihres G^2-Wertes nicht möglich. Dazu muß jedoch bemerkt werden, daß bei einer geringen Anzahl von Exemplaren, wie es hier der Fall ist, das Hinzukommen eines einzigen weiteren Exemplares den G^2-Wert möglicherweise stark drückt und daß die zu treffende Entscheidung dann entgegengesetzt ausfällt.

Tabelle 10: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Bau des C^1 bei *Lestoros*

schmal, spitz = m; Basis verbreitert, spitz = d_1; aberrant = d_2

	m	d_1	d_2	Σ
P	1	14	0	15
Q	2	1	0	3
R	12	0	4	16
S	4	0	7	11
Σ	19	15	11	45

$G^2 = 53{,}1334$
$\chi^2_{2/0{,}95} = 12{,}592$

Fundorte:
P : 15 16
Q : 22 29
R : 56 57
S : 17

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bei einer Bestimmung geographischer Gruppen von *Lestoros* mittels der Form des C[1] ergeben sich selbstverständlich die mit N und O identischen Grupppen R und S, da die Merkmalsausprägung d_2 schon in Kombination mit dem oben untersuchten devianten Merkmalskomplex (C[1] aberrant, Jochbogen schmal, Sutur bei 16 ohne Bogen) auftritt; für sie gilt das dort Gesagte. Gruppe P enthält mit einer Ausnahme die Ausprägung d_1 und ist damit deutlich von den Gruppen R und S unterschieden. Gruppe Q scheint (soweit die geringe Anzahl von Exemplaren eine Aussage zuläßt) eine Mittelstellung einzunehmen, was auch der geographischen Mittellage dieser Gruppe entspricht.

Tabelle 11: Kontingenztafel mit zugehörigem G^2-Wert für das Merkmal Bau des P[1] bei *Lestoros*

normal (doppelt bewurzelt) = m_1; zurückgebildet (einfach bewurzelt bzw. fehlt) = m_2. (Es werden hier die Kürzel m_1 und m_2 für die beiden Merkmalsausprägungen gewählt, da die Unterscheidung nach median und deviant nicht sinnvoll ist).

	m_1	m_2	Σ
T	16	0	16
U	9	4	13
V	2	14	16
Σ	27	18	45

$G^2 = 32{,}4661$

$\chi^2_{2/0,95} = 5{,}991$

Fundorte:

T : 17 22 56

U : 57

V : 15 16 29

Wenn auch eine scharfe Grenzziehung bezüglich der Ausbildung des P[1] wegen Übergangsformen bzw. unterschiedlicher Ausbildung auf der rechten und der linken Seite (s. o.) nicht möglich ist, so läßt sich für *Lestoros* doch von West nach Ost eine steigende Tendenz feststellen, den P[1] zu reduzieren.

Sehr viel deutlicher als bei *Caenolestes* zeichnen sich bei *Lestoros* mögliche geographische Einzelgruppen ab; endgültige Aussagen sind jedoch erst nach der Auswertung der metrischen Daten zu machen.

Rhyncholestes

Obgleich man den G^2-Test auf die nur 4 Exemplare von *Rhyncholestes* nicht sinnvoll anwenden kann, läßt sich bei *Rhyncholestes* doch mit guten Gründen von zwei isolierten geographischen Gruppen sprechen: Bei einer Gruppe handelt es sich nämlich um eine Festlandspopulation, wohingegen die andere Gruppe auf einer der Küste vorgelagerten Insel (Isla de Chiloé) vorkommt. Die Fundorte auf dem Festland liegen mehr als 100 km von dem auf der Insel Chiloé entfernt, die im Norden durch den an der schmalsten Stelle 2 km breiten Canál de Chacao vom Festland getrennt ist, während im übri-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gen die Entfernung zur Küste 30—40 km beträgt. Aus dieser geographischen Situation der Verbreitungsgebiete ist anzunehmen, daß hier eine fortgeschrittene Separation des Genpools vorliegt. Diese Annahme wird in dem recht unterschiedlichen Bau des C^1 der ♀♀ überzeugend bestätigt (s. Abb. 13).

Da für den G^2-Test im vorliegenden Fall von der Voraussetzung ausgegangen wird, daß alle Tiere eines Fundortes gemeinsam einer homogenen Grundgesamtheit entstammen, läßt sich mit dieser Methode die Situation mehrerer in einem Gebiet nebeneinander vorkommender Arten nicht erfassen. Beispielsweise ließe sich für ein Überlappungsgebiet zweier benachbarter Arten lediglich eine weitere Gruppe konstatieren, die von denen in den Ursprungsgebieten signifikant unterschieden ist, was jedoch dem wahren Sachverhalt nicht gerecht würde. Eine Berücksichtigung dieses Aspektes bei der Beurteilung der Ergebnisse ist daher besonders in den Fällen angezeigt, wo bei einer Reihe von Tieren eines Fundortes verschiedene auffällige Merkmale stets gekoppelt auftreten (s. u.).

Craniometrisch erfaßte Merkmale

Für jedes Individuum liegen neben den Meßdaten des Schädels auch Körpermaße vor (Gewicht, Länge von Kopf-Rumpf, Schwanz, Hinterfuß, Ohr). Prinzipiell könnten diese für die Auswertung brauchbare zusätzliche Informationen zu den Schädelmaßen liefern; jedoch sind hierfür nicht alle vorliegenden Körpermaße geeignet:

- Für die Hinterfuß-Länge ist die Meßmethode der einzelnen Fänger uneinheitlich: Einerseits wurde mit und andererseits ohne Nagel gemessen. Da vielfach nicht zu entscheiden ist, welche Methode angewendet wurde, muß von einer Berücksichtigung dieses Maßes in den statistischen Analysen abgesehen werden.
- Ähnlich unsicher sind die Angaben zur Länge des Ohres; auch dieses Maß bleibt daher generell unberücksichtigt.
- Obgleich bei den Angaben zur Kopf-Rumpf- und Schwanz-Länge auch gewisse fängerspezifische Schwankungen zu erwarten sind, erschien es in einigen Fällen doch sinnvoll, diese Maße als Zusatzinformation zu den craniometrischen Daten zu verwenden.
- Das ohnehin je nach Ernährungszustand stark schwankende Körpergewicht ist nur für eine geringe Anzahl der berücksichtigten Exemplare bekannt; es läßt sich in die Auswertung nicht sinnvoll einbeziehen.

Zur Klärung systematischer Fragen mittels metrisch erfaßbarer Merkmale werden die Daten mit einer multivariaten Diskriminanzanalyse ausgewertet. Die Diskriminanzanalyse läßt sich allerdings nur auf bereits gruppiertes Material anwenden. Aus oben dargelegten Gründen ist das bestehende System als eine solche Ausgangsbasis für die weiteren Untersuchungen ungeeignet. Es muß also zunächst eine Gruppierung gefunden werden, auf die sich dann im folgenden Klassifikation und Nomenklatur beziehen können. Anhand der oben angeführten qualitativen Merkmale läßt sich bereits deutlich eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Gliederung in geographische Formengruppen erkennen. Es scheint deshalb sinnvoll, die Einteilung unter Berücksichtigung geographischer Aspekte vorzunehmen. Es wird daher im folgenden untersucht, ob und inwieweit zwischen Schädelform und Fundgebiet ein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht.

Geographische Variation

In diesem Abschnitt wird mit Hilfe der erfaßten Daten der Nachweis einer Korrelation zwischen den geographischen Koordinaten eines Fundortes und den Schädelmaßen sei-

Tabelle 12: Verteilung der Individuen auf die in Abb. 14 dargestellten Teilareale a-l

	Fundorte	Individuen
a	4 5 8 9 14 18 19 30 31 32 33 34 37 38 45 49 51 52 55 58	35 36 37 38 45 46 47 48 94 104 105 130 131 132 (133) 134 135 136 137 138 139 140 141 142 143 144 145 148 149 150 151 164 166 167 168 169 171 172 173 186 189 190 191 192 193 194 195 196 197 198 199 200 207 208
b	13 39 41 42 43 44 46 54	3 4 11 (12) 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 51 52 53 60 161 162 163 165
c	3 35 47	31 32 33 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 158 159 202
d	26	54 55 56 57 58 108
e	1 2 25 48	(34) 146 147 152 174 175 176 177 178 179 180 188
f	11	96 (97) (98) (99) 100 101 102 103
g	7 10 40	1 2 (95) 209 (210)
h	20	93
i	27 28 50	5 6 7 8 9 10 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92
j	53	49 50
k	17 56 57	117 118 119 120 121 122 123 124 125 126 127 128 129 170 204 205 206
l	15 16 22 29	109 110 111 112 113 114 115 116- 156 157 181 182 183 184 185 187

Nicht in die Rechnung eingegangene juvenile Exemplare in Klammern ( ).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

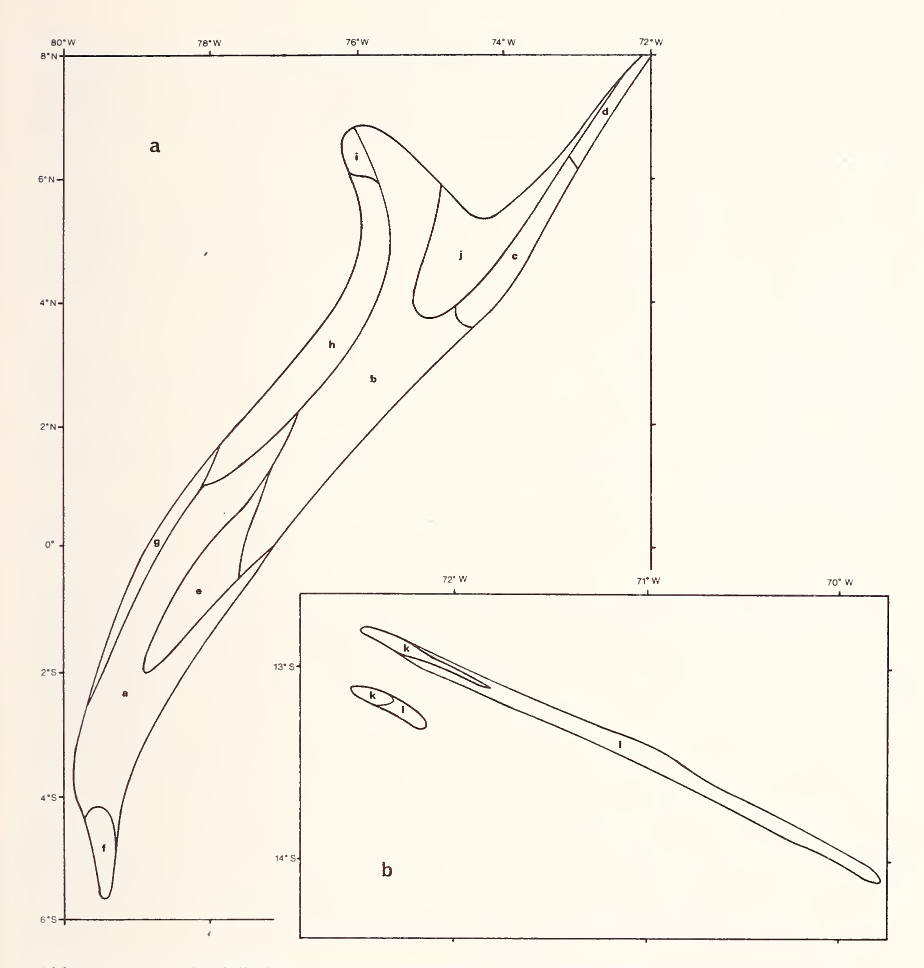


Abb. 14: a) Arealaufgliederung für *Caenolestes* — b) Arealaufgliederung für *Lestoros*

ner Individuen geführt. In einer kanonischen Regressionsrechnung werden daher craniometrische und geographische Variable zueinander ins Verhältnis gesetzt. Als craniometrische Variable werden die (natürlichen) Logarithmen der Schädelmaße verwendet. Die geographischen Variablen sind Kugelfunktionen aus den geographischen Koordinaten (s. Bublitz 1985).

Die kanonische Regressionsanalyse liefert sowohl für *Caenolestes* wie auch für *Lestoros* signifikante Korrelationskoeffizienten. Damit ist für beide die Existenz von geographischen Formengruppen auch anhand metrischer Merkmale bestätigt. Für die 4 Exemplare von *Rhyncholestes* läßt sich eine Analyse nicht durchführen, da stets mindestens so viele Individuen wie Variable für die Rechnung erforderlich sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die durch die Regressionsanalyse ermittelten Beziehungen drücken sich in Formeln aus, mit deren Hilfe durch Einsetzen von Koordinaten für jeden beliebigen Ort ein kanonischer Wert bestimmt werden kann. Wie hierbei im einzelnen vorgegangen wird, ist bei Bublitz (1985) in Verbindung mit der Zusammenstellung aller ermittelten Formeln näher ausgeführt.

Orte, für die sich der gleiche kanonische Wert errechnet, sind Orte gleicher Merkmalswerte. Die in den Formeln erfaßte Abhängigkeit von Schädelform und geographischer Verbreitung läßt sich graphisch durch Isophäne darstellen, durch Linien also, welche Orte gleicher Merkmalswerte verbinden. Da jede der Formeln die von den anderen Formeln nicht einbezogenen Zusammenhänge maximal erfaßt (s. S. 21), ist es für die Auswertung sinnvoll, die Formeln in ihrer Gesamtheit auszuwerten (Näheres zum Verfahren bei Bublitz 1985). Aus der gemeinsamen Betrachtung aller kanonischen Formeln ergibt sich eine Arealaufgliederung in distinkte Teilareale, wie sie in Abb. 14 a (*Caenolestes*) und 14 b (*Lestoros*) wiedergegeben ist. Die Zugehörigkeit der Fundorte zu den Teilarealen a—l ist Tab. 12 zu entnehmen.

Zwischen den einzelnen Teilarealen erscheint eine scharfe Grenzziehung; derartige Grenzen müssen unter Berücksichtigung der nachstehenden Gesichtspunkte interpretiert werden:

1. Da bei den Berechnungen klinale Variation angenommen wird, sind die Unterschiede zwischen lokalen Populationen zweier benachbarter Teilareale nicht überall gleich groß. Populationen unmittelbar diesseits und jenseits der Grenzlinie werden sich minimal unterscheiden. Zwei lokale Populationen aus den „Zentren" der beiden Teilareale werden so verschieden sein, daß sie als subspezifisch verschieden angesehen werden können. Zwei Populationen nahe der jeweils äußersten Grenzlinie der Teilareale können im Extrem schon so unterschiedlich sein, daß ihre Divergenz doppelt so groß ist wie die zwischen zwei Subspecies.
2. Die für eine Rechnung generell angenommene klinale Variation führt in Fällen einer sprunghaften Merkmalsänderung zwischen benachbarten Fundorten zu einer gewissen Glättung der kanonischen Variablen. Durch einen hinreichend hohen Grad des Polynoms kann jedoch erreicht werden, daß auch die kanonischen Variablen in solchen Fällen fast sprunghafte Unterschiede erkennen lassen (s. Bublitz 1985).
3. Das Artareal ist nicht gleich dicht mit Fundorten überdeckt. In der Regel laufen die Grenzen daher durch ein Gebiet, in dem keine realen Fundorte liegen. Die Grenzen beruhen somit auf einer Interpolation, bei der Arealpunkte ermittelt werden, an denen theoretisch Exemplare erwartet werden können, die eine Zwischenstellung zu den Tieren aus den Zentren der Teilareale einnehmen. Sobald jedoch mit weiterem Material aus bisher noch nicht berücksichtigten Fundorten neue Information hinzukommt, wird eine erneute Berechnung der kanonischen Variablen notwendig (es wäre falsch, aus der Lage des Fundortes im dargestellten Verbreitungsmuster eine Gruppenzugehörigkeit herzuleiten); die näherungsweise ermittelten Grenzziehungen können sich so noch entscheidend verlagern.

Die Auswertung ergibt für *Caenolestes* das in Abb. 14 a dargestellte geographische Variationsmuster. Es entspricht hinsichtlich seiner langgestreckten Teilareale deutlich den topographischen Gegebenheiten des Verbreitungsgebietes mit den in Nord-Süd-Richtung verlaufenden Gebirgszügen der Anden. Der größte Bereich des Areals wird durch die südliche Fundortgruppe a und die nördliche Fundortgruppe b repräsentiert. Zu diesen nehmen die übrigen Gruppen c—j größtenteils eine periphere Lage ein. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß Gruppe a mit den Fundorten 9, 14 und 19 drei Typusfundorte umfaßt (*Caenolestes caniventer*, *C. convelatus*, *C. tatei*). Auffällig ist die Abgrenzung des westlichen Gebietes mit den Gruppen g, h und i; aus diesem Bereich stammen überwiegend Tiere, deren Ethmoidallücken geschlossen sind.

In zwei Fällen steht diese Gruppierung in einem gewissen Widerspruch zu den qualitativen Befunden am Schädel (s. S. 36f):

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 13: Merkmalsverteilung innerhalb der Gruppe i

Fundort	Ethmoidallücken	:	Gruppe	C[1]der ♀♀	:	Gruppe
27 Caicedo	geschl. u. offen	:	C	normal u. aberr.	:	E
28 Urrao	offen	:	A	normal	:	D
50 Sta. Bárbara	geschlossen	:	B	aberrant	:	E

s. auch Anhang 4

1. In Gruppe i sind Fundorte aus den Gruppen A, B, C. bzw. D, E vereinigt. Dies verdeutlicht die Tab. 13.

Ursache für diese Vereinigung der drei Fundorte in Gruppe i trotz der anatomischen Unterschiede ist ihre außerordentlich enge geographische Nachbarschaft verbunden mit ihrer extremen Randlage. Hier, wie auch im 2. Fall, zeigt sich, daß diese Methode noch nicht alle Details aufzuzeigen vermag.

2. Fundort 14 (Las Máquinas) mit Tieren ohne Ethmoidallücken (u. a. dem Typus von *C. convelatus*) steht in Gruppe a, die sonst ausschließlich Fundorte enthält, deren Tiere generell Ethmoidallücken aufweisen. Die Zuweisung zu Gruppe a ist auf Glättung (s. o.) infolge des geringen Materialumfangs von Fundort 14 zurückzuführen. Angesichts der Schädelform der Tiere von Fundort 14 deutet alles auf eine Beziehung zur geographisch eng benachbarten Gruppe g hin (s. Gruppe B und E).

Für *Lestoros* ergibt sich eine Fundortgruppierung, wie sie sich ähnlich schon aufgrund qualitativer Merkmale (s. S. 39f) herleiten läßt. Die Darstellung der Teilareale (Abb. 14b) verdeutlicht die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Fundortgruppen nicht in dem Grad wie bei *Caenolestes*; eine Entsprechung von Verbreitungsmuster und Topographie des Gebietes läßt sich hier nicht erkennen. Die geringe Anzahl von Fundorten und der begrenzte Stichprobenumfang dürften hierfür sicherlich ein Grund sein.

Diskriminanzanalyse

Die oben ermittelten Gruppen a—l sind die Ausgangsbasis der folgenden Untersuchungen, deren Ziel die endgültige Gruppierung aller Individuen ist. Diese wird später Grundlage für eine Rangeinstufung sein. Die oben gewonnene vorläufige Gruppierung wird zunächst mit der multivariaten Diskriminanzanalyse überprüft und ggf. stufenweise optimiert.

Die Diskriminanzanalyse liefert Trennformeln (s. S. 19), aus denen sich durch Einsetzen der individuellen Werte für jedes Exemplar der Trennwert T ergibt. Mit diesem Trennwert läßt sich die Zugehörigkeit eines Tieres zu einer Gruppe bestimmen (zum Verfahren s. Bublitz 1985). Auf diese Weise läßt sich einerseits die der Diskriminanzanalyse zugrundegelegte Gruppierung überprüfen und andererseits für unberücksichtigtes Material die Gruppenzugehörigkeit ermitteln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Aus folgenden Gründen konnten nicht alle Individuen bei der Ermittlung der vorläufigen Gruppierung berücksichtigt werden und sind daher keiner der Gruppen a—k zugeordnet:

1. Es fehlen die Fundortkoordinaten,
2. es handelt sich um defekte Schädel, für die ein Teil der Maße nicht festzustellen ist,
3. es handelt sich um juvenile Tiere.

Der Fall, daß die Koordinatenangabe fehlt, liegt für die Fundorte 6 (Chinchin Cocha) und 21 („Old Sto. Domingo Trail") vor. Die Individuen dieser Fundorte könnten in die Diskriminanzanalyse mit einbezogen werden, indem man sie als gesonderte Gruppen führt. Eine andere Möglichkeit wäre, diese Tiere in der Analyse nicht zu berücksichtigen und anschließend ihre Gruppenzugehörigkeit anhand der Trennwerte zu ermitteln. Da diese Fundorte keinen außergewöhnlichen Merkmalstyp aufweisen, erscheint es sinnvoll, nach der 2. Möglichkeit vorzugehen.

Für defekte Exemplare aus einem Fundgebiet, von dem auch weitere Exemplare stammen, die nach der Regressionsanalyse **einheitlich** einer der Gruppen a—l angehören, kann die Zugehörigkeit zu derselben Gruppe mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Zur Überprüfung dieser Annahme oder für den Fall, daß es sich um Einzelexemplare von einem Fundort handelt, werden mit entsprechend reduzierter Meßstreckenauswahl zusätzliche Diskriminanzanalysen durchgeführt.

Ebenso kann ein juveniles Exemplar von einem Fundort, dessen adulte Vertreter einheitlich einer der Gruppen a—l angehören, mit einiger Sicherheit der betreffenden Gruppe zugerechnet werden. (Derart bestimmbare juvenile Tiere werden jedoch auch in den noch folgenden Rechnungen nicht berücksichtigt.) Bei juvenilen Exemplaren, deren Fundortkoordinaten nicht bekannt sind oder die als Einzelexemplar von einem Fundort vorliegen, kann man versuchen, eine Zuordnung zu einer der Gruppen rein formal über ihren Trennwert zu erreichen. Diese Situation trifft auf den Typus von *Caenolestes fuliginosus* (Nr. 201) zu, für den der sichere Nachweis einer Gruppenzugehörigkeit unter nomenklatorischen Gesichtspunkten besonders wichtig wäre.

Daneben werden mit Hilfe der Diskriminanzanalyse die oben erläuterten Widersprüche in der Gruppierung bezüglich einiger Fundorte näher untersucht. Durch die Bestimmung der Trennwerte für jedes Individuum kann der Nachweis einer Gruppenzugehörigkeit für den Einzelfall erreicht werden. Fällt ein Exemplar mit seinen Trennwerten aus der Gruppe heraus, in der es ursprünglich berücksichtigt wurde, so weist dies möglicherweise auf eine andere Gruppenzugehörigkeit hin. Eine Entscheidung wird in einem solchen Fall jedoch nicht allein hierauf gegründet werden können; andere wichtige Aspekte, wie z. B. Größe und Zusammensetzung einer Gruppe, weitere herausfallende Exemplare, Lagebeziehungen von Fundorten, besondere Unterscheidungsmerkmale u. a. m., müssen ebenfalls berücksichtigt werden.

Anders als bei der Regressionsanalyse kann *Rhyncholestes* in die Diskriminanzanalyse einbezogen werden; die Festlands- und Inselform bilden je eine Gruppe.

Die Diskriminanzanalyse arbeitet also mit der in Tab. 14 angegebenen Ausgangsgruppierung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 14: Ausgangsgruppierung für die Diskriminanzanalyse

Gruppe	Individuen													
I	35	36	37	38	45	46	47	48	94	104	105	130	131	132
	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	148	149
	150	151	164	166	167	168	169	171	172	173	186	189	190	191
	192	193	194	195	196	197	198	199	200	207	208			
II	3	4	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
	24	25	26	27	28	29	30	51	52	53	60	161	162	163
	165													
III	31	32	33	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
	70	71	72	73	74	75	76	77	78	158	159	202		
IV	54	55	56	57	58	108								
V	146	147	152	174	175	176	177	178	179	180	188			
VI	96	100	101	102	103									
VII	1	2	209											
VIII	93													
IX	5	6	7	8	9	10	79	80	81	82	83	84	85	86
	87	88	89	90	91	92								
X	49	50												
XI	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	170
	204	205	206											
XII	109	110	111	112	113	114	115	116	156	157	181	182	183	184
	185	187												
XIII	155	203												
XIV	153	154												

(*Caenolestes:* I—X; *Lestoros:* XI, XII; *Rhyncholestes:* XIII, XIV)

Die auf der Grundlage der Gruppen I—XIV durchgeführte Diskriminanzanalyse und die anschließende Untersuchung der individuellen Trennwerte führen zu Ergebnissen, die nachfolgend im einzelnen erörtert werden sollen:

1. Die Gruppe IX zerfällt in zwei Sorten von Individuen: Die Exemplare Nr. 79—92, die einen deutlich abweichenden Schädelbau aufweisen (fehlende Ethmoidallücken, Bau des C^1 der ♀♀ usw.), lassen sich anhand ihrer Trennwerte wieder eindeutig der Gruppe IX zuordnen. Anders ist es bei den nicht aberranten Tieren dieser Gruppe (Nr. 5—10); diese stehen in enger Beziehung zu der geographischen Nachbargruppe IV, während die Verbindung zu Gruppe IX recht gering ist. Eine zusätzliche Diskriminanzana-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

lyse, in der diese Tiere als eine gesonderte Gruppe behandelt werden, ergab zwar signifikante Unterschiede zu allen übrigen Gruppen, jedoch ließ sich anhand der Trennwerte für einen Großteil der Tiere eine Zugehörigkeit zu einer eigenen Gruppe nicht bestätigen. Werden die Variablen der fraglichen Exemplare jedoch in Trennformeln eingesetzt, die ohne Berücksichtigung der betreffenden Tiere erstellt wurden, so läßt sich aus den Trennwerten deren deutliche Zugehörigkeit zu Gruppe IV erkennen.

2. Der zunächst in die Gruppe I gestellte Typus von *Caenolestes caniventer* (Nr. 172) wird zusammen mit einigen weiteren Exemplaren aus I (Nr. 130—132, 168, 207) anhand der Trennwerte eindeutig der geographisch benachbarten Gruppe VI zugeordnet. Dieses Ergebnis steht durchaus in Übereinstimmung mit den Schädelcharakteristika.

3. Die verallgemeinerten Abstände von Gruppe VIII zu allen anderen Gruppen sind verhältnismäßig groß. Dies mag darauf zurückzuführen sein, daß die Gruppe VIII nur das Einzelexemplar 93 enthält und daß daher rein individuelle Charakteristika wie Gruppenmerkmale interpretiert werden. Den geringsten Abstand hat die Gruppe VIII zu den Gruppen VII und IX. Dem entsprechen gewisse Übereinstimmungen in qualitativen Schädelmerkmalen, vor allem in dem derben Schädelbau, während andererseits die deutlich ausgebildeten Ethmoidallücken bei 93 gegen eine Beziehung zu den Gruppen VII und IX sprechen. Ob die gesonderte Behandlung von Exemplar 93 unter diesen Gesichtspunkten zweckmäßig ist, wurde mit zusätzlichen Diskriminanzanalysen überprüft. Die daraus resultierenden Trennformeln liefern jedoch für Exemplar 93 keine eindeutige Zuordnung: neben Ähnlichkeiten zu den Gruppen VII und IX (vor allem im Bereich des Gehirnschädels) deuten sich auch Beziehungen zu Gruppe I an (im Bereich des Gesichtsschädels). Beziehungen zu der geographisch am nächsten liegenden Gruppe II scheinen dagegen nicht so ausgeprägt zu sein. Nach allen Gesichtspunkten vertritt Exemplar 93 wohl eher eine gesonderte Form, als daß eine sichere Zugehörigkeit zu einer der Nachbargruppen angenommen werden kann. Da es sich hier um ein Einzelexemplar handelt, lassen sich jedoch keinesfalls endgültige Aussagen machen. Gruppe VIII läßt sich hier also lediglich als species incertae sedis anführen. Bei der weiteren Auswertung craniometrischer Daten wird dieses Exemplar daher nicht länger berücksichtigt.

4. Ein uneinheitliches Bild ergibt sich für einen Teil der Gruppe XI. Die Exemplare Nr. 122, 124, 126, 204—206 fallen mit ihren Trennwerten z. T. weit aus der Gruppe heraus. Bei diesen Exemplaren handelt es sich um Individuen, die mit fast geschlossenen Ethmoidallücken und einer aberranten Form des C^1 eine stark abweichende Schädelform aufweisen (s. S. 39 f). Es erscheint daher sinnvoll, die Gruppeneinteilung für eine nähere Überprüfung der auftretenden Widersprüche zu modifizieren. Die abweichenden Exemplare werden dazu aus der Gruppe XI herausgezogen und als eigene Gruppe geführt, so daß sich die in Tab. 15 angegebene Einteilung ergibt.

Mit diesen Gruppen werden erneut Diskriminanzanalysen durchgeführt. Es zeigt sich dann, daß der verallgemeinerte Abstand D zwischen der Gruppe XIb und den Gruppen XIa bzw. XII generell etwa doppelt so groß ist wie zwischen den Gruppen XIa und XII (s. Tab. 17, Gruppen 9—11). Zudem wird mit dieser modifizierten Gruppierung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 15: Verteilung der Individuen auf die Gruppen XIa und XIb

Gruppe	Individuen
XIa	117 118 119 120 121 123 125 127 128 129 170
XIb	122 124 126 204 205 206

Individuen nun die eindeutige Zuordnung aller Exemplare der Gruppen XIa, XIb und XII durch die Trennwerte bestätigt. Sowohl die auffälligen Schädelmerkmale der in XIb zusammengefaßten Tiere wie auch deren craniometrische Charakteristika grenzen diese Gruppe klar gegen die Gruppen XIa und XII ab. Eine gesonderte Behandlung der Exemplare aus Gruppe XIb ist also durchaus gerechtfertigt.

5. Für die juvenilen Tiere lassen sich die Rückschlüsse vom Fundort auf die Gruppenzugehörigkeit zumeist erstaunlich gut anhand der Trennwerte bestätigen. Die Zuordnung der folgenden juvenilen Exemplare bedarf jedoch einer näheren Erläuterung:

— Nr. 133 und der Typus von *Caenolestes tatei* (Nr. 171) wurden beide von G. H. H. Tate am 11. 6. 1922 am gleichen Fundort (Nr. 19, Molleturo) gefangen. Laut Etikett handelt es sich bei dem juvenilen Tier ebenfalls um *C. tatei.* Dieser Bestimmung widersprechen jedoch a) das Erscheinungsbild des Schädels, b) dessen Länge, welche die des adulten Typus bereits mit fast 15 % übertrifft, und c) auch die Trennwerte deutlich. Nach diesen Kriterien müßte das Individuum der Gruppe VI zugeordnet werden, die ihrerseits den Typus von *C. caniventer* enthält. Tatsächlich bemerkte dies schon Anthony (1923: 2) in seiner Originalbeschreibung von *C. tatei*: Er gibt dort an, daß es sich bei 2 der 3 in Molleturo gefangenen Tiere ganz offensichtlich um *C. caniventer* und nicht um *C. tatei* handelt. Bei den drei erwähnten Tieren handelt es sich um den Typus von *C. tatei* (Nr. 171, AMNH 61860), das juvenile Tier Nr. 133 (AMNH 61861) und ein weiteres adultes ♂ (AMNH 61862), welches in der Tat hinsichtlich seiner Schädelcharakteristik wie Nr. 133 deutlich der Gruppe VI entspricht, während zu dem Typus von *C. tatei* ein auffälliger Unterschied besteht. Es erscheint daher gerechtfertigt, Exemplar Nr. 133 in die Gruppe VI zu stellen.

— Der juvenile Typus von *Caenolestes fuliginosus* (Exemplar 201) weist Trennwerte auf, die ihn am ehesten in die Gruppe I stellen. Mit seinen (nahezu) geschlossenen Ethmoidallücken trägt der Typus jedoch ein wesentliches Merkmal der in den Gruppen VII und VIII vereinigten Individuen. Von daher wäre eher anzunehmen, daß eine Zugehörigkeit zu Gruppe VII besteht, welche die aus Ekuador stammenden Tiere mit diesem Merkmal enthält. So bestimmte Thomas (1920) z. B. das Exemplar 209 aus Gruppe VII im direkten Vergleich mit dem Typus als *C. fuliginosus* (s. S. 26). Gegenüber dem in Gruppe VII auftretenden derben Schädelbau ist der Typus jedoch verhältnismäßig zart gebaut, was wiederum eher auf eine Zugehörigkeit zu Gruppe I hinweist. Dies könnte zwar ausschließlich auf das Alter des Tieres zurückgeführt werden, aber auch der Vergleich mit einem juvenilen Exemplar der Gruppe VII (Nr. 210), welches sich auf einer noch früheren Entwicklungsstufe befindet,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

spricht eher gegen eine Zugehörigkeit des Typus zu Gruppe VII: Obgleich die Schädelknochen von Exemplar 210 noch vergleichsweise dünn sind, liegen die Abmessungen des Schädels schon deutlich über denen des juvenilen Typus. Andererseits läßt auch ein Vergleich mit juvenilen Tieren aus Gruppe I keine gesicherten Aussagen zu. Anhand der zur Verfügung stehenden Informationen kann sogar die Zugehörigkeit des Typus zu einer weiteren, bislang unbekannten Form nicht ausgeschlos-

Tabelle 16: Endgültige Gruppierung der Individuen

Gruppe	Individuen	Fundorte
1	(34) 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 94 104 105 106 134 135 136 137 138 139 140 141 142 143 144 146 147 148 149 150 151 152 166 167 169 171 186 189 190 191 192 193 194 195 196 197 198 199 200 208	1 2 4 5 6 8 18 19 21 30 31 32 33 34 37 38 45 48 49 51 52 58
2	18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 161 162 163 165	13 41 42 43 44 46
3	31 32 33 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 158 159 202	3 35 47
4	3 4 5 6 7 8 9 10 11 (12) 13 14 15 16 17 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 108 160	26 27 28 39 53 54
5	174 175 176 177 178 179 180 188	25
6	96 (97) (98) (99) 100 101 102 103 130 131 132 (133) 168 172 207	9 11 18 19 55
7	1 2 (95) 107 145 164 173 209 (210)	7 10 14 21 40
8	79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92	27 50
9	117 118 119 120 121 123 125 127 128 129 170	17 56 57
10	109 110 111 112 113 114 115 116 (156) 157 181 182 183 184 185 187	15 16 22 29
11	122 124 126 204 205 206	17 57
12	155 203	12 23
13	153 154	36

juvenile Tiere in Klammern ( )
(*Caenolestes:* 1—8; *Lestoros:* 9—11; *Rhyncholestes:* 12, 13)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

sen werden. Nur größere Serien juveniler Tiere aus allen Altersstadien könnten hier möglicherweise weiterhelfen. Jedoch wird ohne die genaue Kenntnis des Fundortes die sichere Zuordnung des Typus von *Caenolestes fuliginosus* immer problematisch bleiben. Aufgrund dieser Umstände bleibt die Gruppenzugehörigkeit des Typus von *C. fuliginosus* (Nr. 201) in der vorliegenden Arbeit unbestimmt. Die sich hieraus ergebenden nomenklatorischen Konsequenzen werden auf S. 69 eingehend erörtert.

Es ergibt sich die aus Tab. 16 zu entnehmende endgültige Gruppierung des gesamten Materials, die für alle folgenden Untersuchungen und Auswertungen beibehalten wird. Die Trennformeln aus der Diskriminanzanalyse, welche mit dieser Gruppierung durchgeführt wurde, sind bei Bublitz (1985) dokumentiert. In Tab. 17 sind die verallgemeinerten Abstände aller Gruppenkombinationen aufgeführt.

Tabelle 17: Verallgemeinerte Abstände für die Gruppen 1—13

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2	3,8											
3	3,7	4,2										
4	2,9	3,3	3,9									
5	5,3	5,0	5,0	5,1								
6	6,5	6,2	5,3	6,1	6,7							
7	9,2	9,5	8,4	9,1	10,0	8,1						
8	9,9	9,9	8,2	9,7	9,8	9,4	6,7					
9	7,9	8,3	8,7	8,6	8,9	8,5	10,5	11,2				
10	7,8	8,6	8,7	8,9	9,5	9,0	10,9	11,4	4,1			
11	7,7	8,6	8,6	8,7	9,8	9,0	9,4	10,3	6,6	6,2		
12	16,8	15,8	16,1	15,9	15,7	15,7	17,9	19,4	18,8	18,3	17,0	
13	17,2	16,9	17,5	16,5	16,6	17,2	19,5	21,5	19,1	19,1	17,6	8,3

Klassifikation der rezenten Caenolestidae

Charakterisierung der ermittelten Gruppen

Mit Hilfe der multivariaten Diskriminanzanalyse sind zwar die Unterschiede zwischen den Gruppen optimal erfaßt und ausgewertet, jedoch werden keine konkreten Anhaltspunkte vermittelt, welcher Art diese Unterschiede sind. Allenfalls läßt die Auswahl der in einer Trennformel berücksichtigten Meßstrecken gewisse Rückschlüsse auf die sich unterscheidenden Schädelbereiche zu, Tendenz und Ausmaß der Differenzen können hier jedoch nicht abgelesen werden. Gerade weil aber die Auswirkungen der gruppenspezifischen Größen- und Proportionsunterschiede auf den Gesamtaspekt eines Schädels in Hinblick auf die rangmäßige Einstufung möglichst genau bekannt sein sollten, ist es wünschenswert, die Relationen im Zusammenhang aufzuzeigen. Zu diesem Zweck werden aus den geschlechtskorrigierten Mittelwerten der Schädelmaße für jede Gruppe Umrißskizzen eines „mittleren Schädels" angefertigt. Diese Werte sind bei Bublitz (1985) dokumentiert. Die schematischen Schädelumrisse werden dann zur Verdeutlichung der Gruppenunterschiede aufeinanderprojiziert. Trotz der starken Vereinfachung gegenüber der Kontur eines realen Schädels liefert eine solche Darstellung doch eine Reihe interessanter neuer Gesichtspunkte. Folgende drei Ansichten werden dargestellt:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

— Medianebene
— Apicalansicht
— Palatinalansicht

Das Vorgehen bei der Konstruktion bedarf in einzelnen Punkten näherer Erläuterung:

Die Ausrichtung des Schädels in der Seitenansicht erfolgt so, daß die cerebrale Basisfläche waagerecht liegt. Diese Orientierung hat sich als sinnvoll erwiesen, da dieser Schädelbereich im ganzen am konservativsten ist (Hofer 1952, Bohlken 1962). Repräsentiert wird diese Ebene hier durch die Meßstrecke 6/7a (s. Abb. 5). Der Meßpunkt 7a ist als Bezugspunkt des Schädels definiert. So kommen für alle Schädelrekonstruktionen der Punkt 7a und die Horizontalebene durch die Punkte 6 und 7a zur Deckung.

Da das Rostrum der rezenten Caenolestidae äußerst langgestreckt ist, hat der Grad der praebasialen Deklination (= Klinorhynchie) einen entscheidenden Einfluß auf das gesamte Erscheinungsbild des Schädels. Eine genaue Wiedergabe des Knickungswinkels ist daher gerade in diesem Fall notwendig. Nach Hofers (1952) Definition von Knickungstypen ist der Schädel der Caenolestidae leicht klinorhynch, d. h. die Ebene des harten Gaumens ist zur Ebene der Schädelbasis ventral abgeknickt. Für die Festlegung der Gaumenebene gibt es keine allgemein gültigen Anhaltspunkte, die auf alle Tiergruppen gleichermaßen angewendet werden könnten (Bohlken 1962); für den vorliegenden Fall erschien es sinnvoll, die Meßstrecke 7a/11 zu verwenden, da auf diese Weise der Schnittpunkt der beiden Bezugsstrecken mit dem Bezugspunkt des Schädels (7a) identisch ist. So ist der Unterschied des Knickungswinkels bei mehreren übereinandergezeichneten Schädeln direkt vergleichbar. Der Winkel wird daher aus den Werten der drei Meßstrecken 6/7a, 7a/11, 6/11 bestimmt. In der Darstellung der Medianebene wird für die Konstruktion des Meßpunktes 11 der in Bublitz (1985) angegebene mittlere Knickungswinkel einer Gruppe benutzt.

Apical- bzw. Palatinalansicht werden nach den Lagebeziehungen orientiert, wie sie sich aus der Lateralansicht ergeben; d. h. die Meßpunkte 1 bzw. 11 einer Gruppe haben die gleiche Lagebeziehung zu denen der Bezugsgruppe 1 wie in der Lateralansicht. Damit erfolgt auch hier die Ausrichtung auf den definierten Bezugspunkt des Schädels (7a).

Die Lage der Meßpunkte in den Abbildungen 16—20 ist aus Abb. 15 ersichtlich. Um einen Vergleich aller Gruppen untereinander zu ermöglichen, ist Gruppe 1 als Bezugsgruppe in jeder Darstellung mit aufgeführt. Der Übersichtlichkeit halber wurden auf der rechten bzw. linken Schädelhälfte der Apical- und Palatinalansichten jeweils nur zwei Umrißlinien dargestellt.

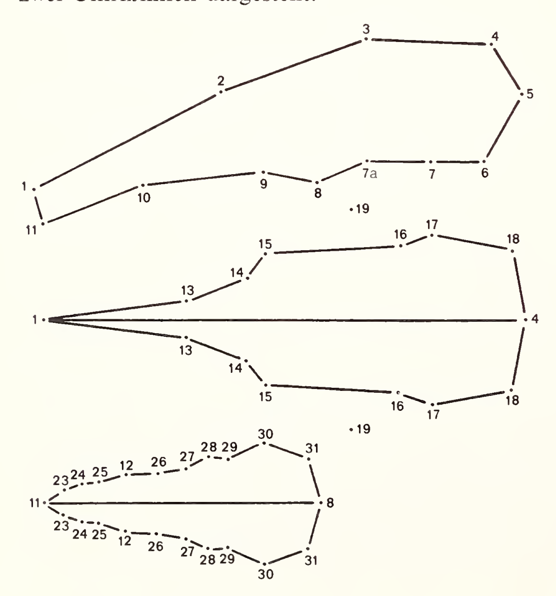
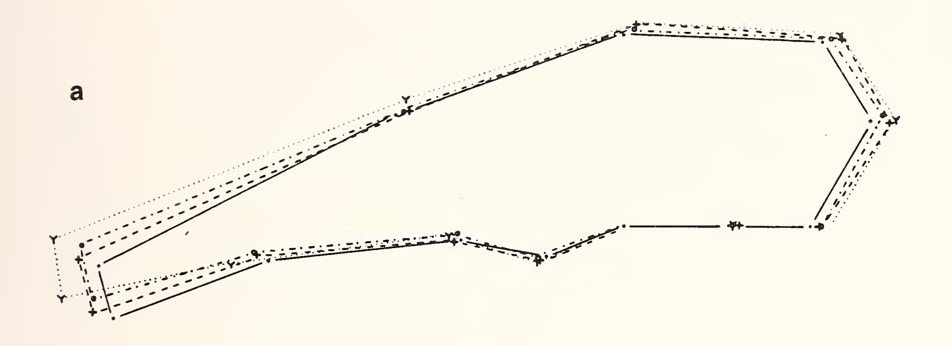
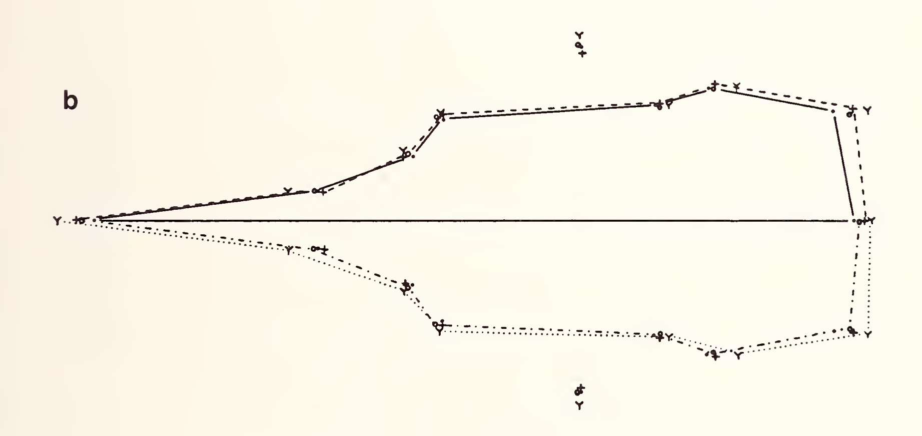


Abb. 15: Lage der Meßpunkte in Abb. 16—20

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at





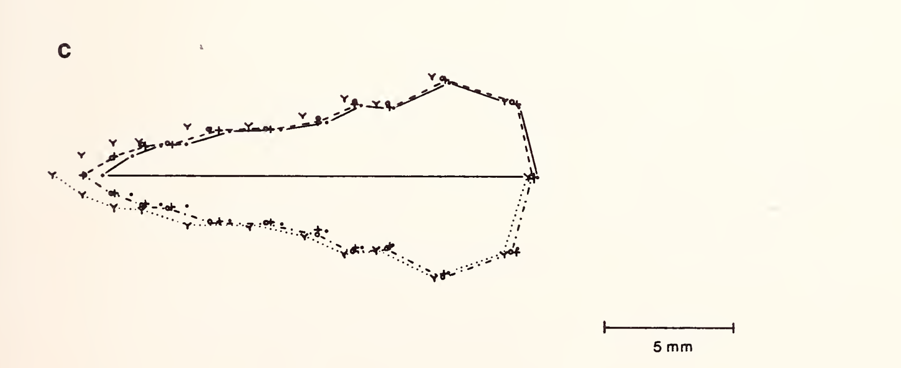
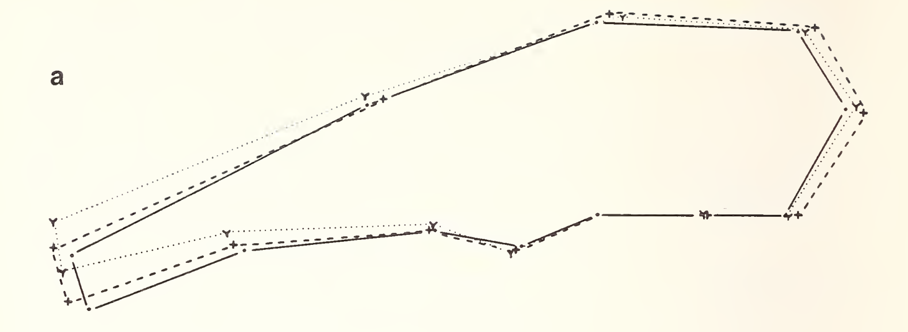


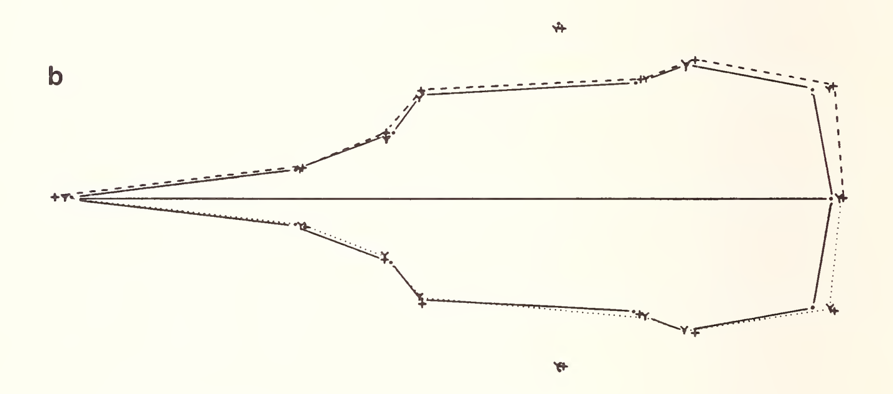
Abb. 16: Mittlere Schädelform: Vergleich der Gruppen
1) · ——— · ; 2) + ----- + ; 3) y ······· y ; 4) o -·-·-·- o
a) Medianebene; b) Apicalansicht; c) Palatinalansicht (Rostralbereich)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

a



b



c

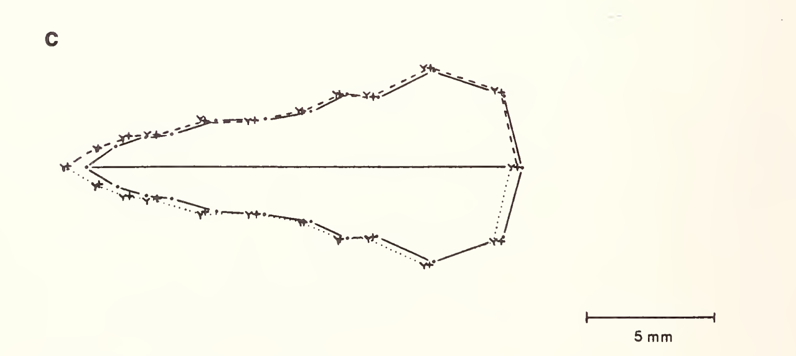


Abb. 17: Mittlere Schädelform: Vergleich der Gruppen
1) ·———· ; 2) + - - - - - + ; 5) y · · · · · · · y
a) Medianebene; b) Apicalansicht; c) Palatinalansicht (Rostralbereich)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

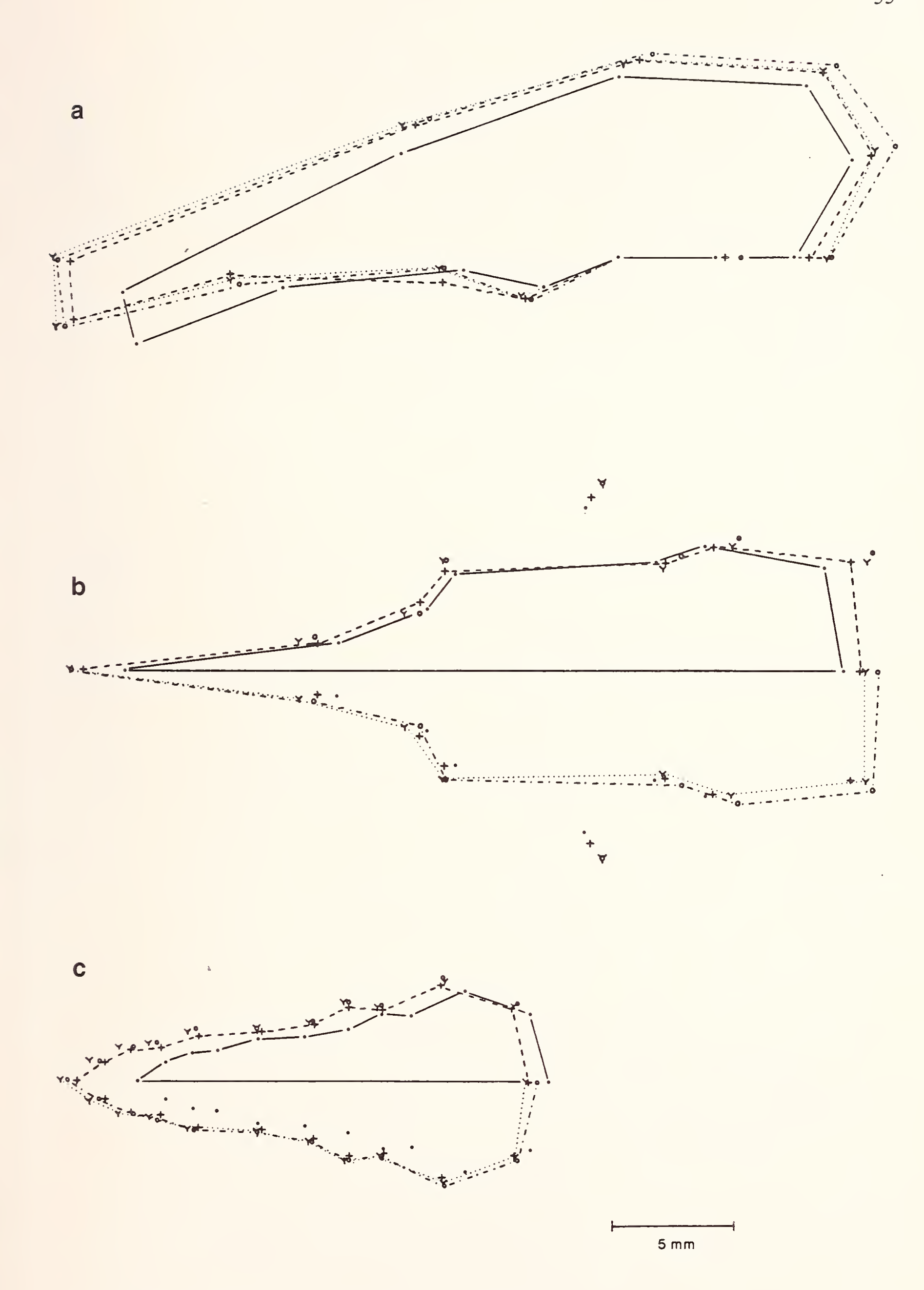
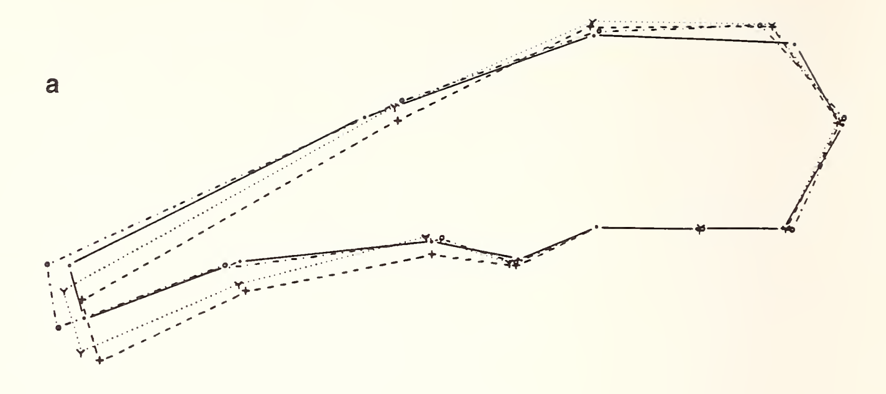
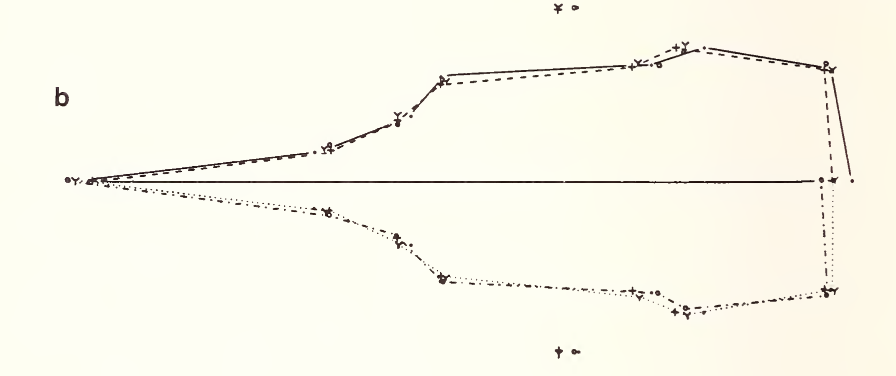


Abb. 18: Mittlere Schädelform: Vergleich der Gruppen
1) · ——— · ; 6) + - - - - - + ; 7) y · · · · · · · y ; 8) o -·-·-·- o
a) Medianebene; b) Apicalansicht; c) Palatinalansicht (Rostralbereich)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at





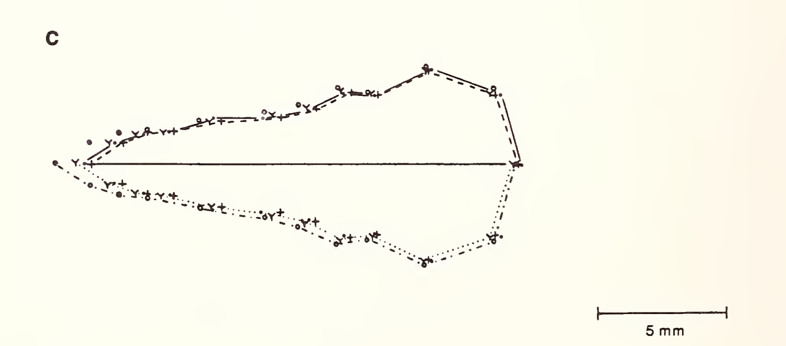
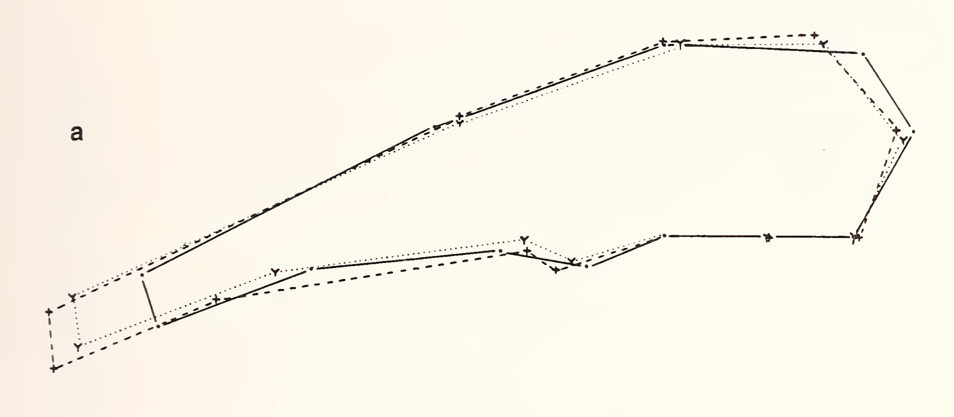
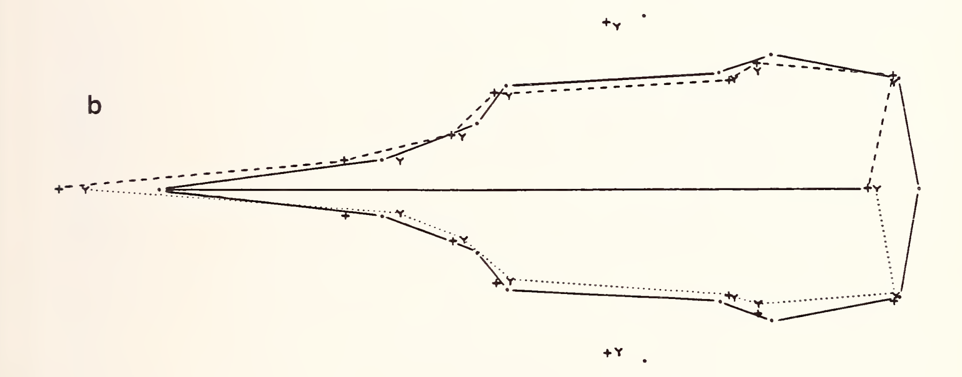


Abb. 19: Mittlere Schädelform: Vergleich der Gruppen
1) · ——— · ; 9) + - - - - - + ; 10) y · · · · · · · y ; 11) o - · - · - · - o
a) Medianebene; b) Apicalansicht; c) Palatinalansicht (Rostralbereich)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at





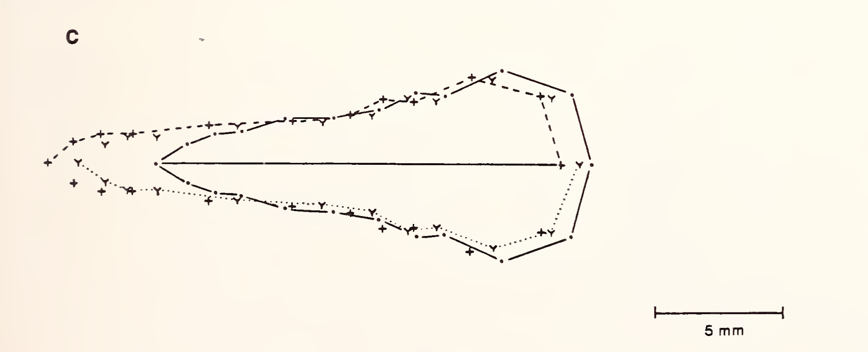


Abb. 20: Mittlere Schädelform: Vergleich der Gruppen
1) ·———— · ; 12) + - - - - - + ; 13) y · · · · · · · y
a) Medianebene; b) Apicalansicht; c) Palatinalansicht (Rostralbereich)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die Abbildungen 16—20 lassen folgende Sachverhalte erkennen:

1. Zwischen den *Caenolestes*-Gruppen 1—5 (Abb. 16, 17) bestehen nur geringe Größenunterschiede. Die Gruppen 2 und 4 (Tiere aus Kolumbien) nehmen eine vermittelnde Stellung zwischen den Gruppen 1 (Tiere aus Ekuador) und 3 (Tiere von Bogotá, Kolumbien) ein. Die stärkste Klinorhynchie findet sich in Gruppe 1, die schwächste in den Gruppen 3 und 5. Gruppe 3 weist die größte Zygoma-Breite auf, wie aus der Lage von Meßpunkt 19 ersichtlich.

2. Die *Caenolestes*-Gruppen 6—8 (Abb. 18) sind wesentlich größer als Bezugsgruppe 1 und durch eine sehr viel schwächere Klinorhynchie ausgezeichnet. Die Gruppen 7 (Tiere vom westlichen Andenabhang in Ekuador) und 8 (Tiere aus Sta. Bárbara, Kolumbien) haben geschlossene Ethmoidallücken; bei ihnen fallen die Meßpunkte 19 aufeinander. Gruppe 6 (Ekuador) ist die südlichste aller bekannten *Caenolestes*-Gruppen; sie nimmt hinsichtlich Meßpunkt 19 zwischen den Gruppen 1 und 7/8 ein vermittelnde Stellung ein.

3. Die *Lestoros*-Gruppen 9—11 (Abb. 19) zeigen eine deutlich stärkere Klinorhynchie als alle *Caenolestes*-Gruppen. In der Größe sind die Schädel von *Lestoros* vergleichbar mit denen der Gruppe 1. Bei Gruppe 11 sind die Ethmoidallücken geschlossen und die C^1 aberrant. Innerhalb von *Lestoros* hat diese Gruppe die größten Schädel und die geringste Klinorhynchie, ein bemerkenswerter Parallelfall zu den Gruppen 7 und 8 bei *Caenolestes*.

4. Die *Rhyncholestes*-Gruppen 12 und 13 (Abb. 20) zeigen eine starke Prolongation des Rostralbereiches, die schon beim Betrachten der Schädel ins Auge fällt. Im Vergleich mit der Bezugsgruppe 1 liegt Meßpunkt 19 weiter vorn, die Zygoma-Breite ist geringer; bemerkenswert ist der nach vorn verlagerte Meßpunkt 4 (Abb. 20b).

Neben diesen aus den mittleren Schädelmaßen der Gruppen rekonstruierten Umrißskizzen lassen sich aus den in Bublitz (1985) dokumentierten statistischen Größen für die einzelnen Gruppen noch weitere interessante Einzelheiten ablesen. Obgleich einige davon nicht direkt taxonomische Entscheidungskriterien darstellen, sollen auch sie an dieser Stelle angesprochen werden:

Der Sexualdimorphismus beträgt am Schädel im Durchschnitt 5,72 %, d. h. die Schädelmaße eines ♂ sind um 5,72 % größer als die eines ♀. Es zeigt sich jedoch, daß die Schädel in den drei Richtungen des Raumes bzw. in bestimmten Teilbereichen unterschiedlich stark geschlechtsabhängig variieren. So beträgt der Sexualdimorphismus für alle Breitenmaße durchschnittlich nur 3,79 %, während er für die restlichen Schädelmaße bei 6,14 % liegt. Besonders gering ist der Sexualdimorphismus am Gehirnschädel in der Region der Meßpunkte 3—6, 16—19, 22 mit 2,21 %; dagegen ist er im Bereich der Schädelbasis mit 8,35 % ausgesprochen groß; die Maße des Rostrums bezüglich der Meßpunkte 1—3, 8—11 liegen mit 6,95 % deutlich darunter, jedoch noch klar über dem oben genannten Gesamtdurchschnitt. Die Längenmaße des Körpers sind mit einem Sexualdimorphismus zwischen 6,10 % und 8,82 % durchaus vergleichbar mit dem des Schädels. Bemerkenswert ist dagegen der Sexualdimorphismus hinsichtlich des Körpergewichtes, das mit 33,65 % beim ♂ durchschnittlich um ein Drittel höher liegt als bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

einem ♀. Da das Gewicht dem Körpervolumen proportional ist, entspricht der Gewichtsdifferenz ein Linearfaktor von 10,15 %.

Die Distanz zwischen Meßpunkt 1 und der Grenze von knorpeliger und verknöcherter Nasenscheidewand weist eine außerordentlich große Streuung auf. Da juvenile Tiere hier nicht berücksichtigt wurden, spricht dieser Befund für die Richtigkeit der Annahme, daß die Ossifikation des Septum nasi auch im Adultzustand weiter fortschreitet (s. S. 14).

In Kopf-Rumpf- und Schwanzlänge unterscheiden sich die Gruppen 9 und 11 (*Lestoros*) signifikant (wie auch bezüglich verschiedener Schädelmerkmale, s. o.). Diese Tatsache ist um so bedeutsamer, als sich die Verbreitungsgebiete beider Gruppen überschneiden. Die Angaben der Körpermaße aller Tiere dieser Gruppen stammen von ein und demselben Fänger (E. Heller); eine methodenbedingte Variabilität ist daher auszuschließen. Da der Typus von *Lestoros* mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 120 mm und einer Schwanz-Länge von 108 mm eindeutig den Verhältnissen von Gruppe 11 entspricht, ist dies in Verbindung mit den aus Abb. 12 ersichtlichen Schädelmerkmalen ein wichtiger Nachweis seiner Gruppenzugehörigkeit.

Die praebasiale Deklination des Schädels weist mit 1,11 % einen sehr geringen Sexualdimorphismus auf. Auch die Variation ist in allen Gruppen relativ gering. Da zugleich der Grad der Deklination das Gepräge des Schädels beträchtlich beeinflußt und zum anderen für die Gruppen z. T. deutliche Unterschiede bestehen, erscheint es sinnvoll, dieses Maß zur Verdeutlichung postnataler Gestaltänderungen auch für juvenile Exemplare zu untersuchen. In Tab. 18 sind die Knickungswinkel der juvenilen Tiere denen der subadulten gegenübergestellt.

Tabelle 18: praebasiale Deklination bei juvenilen und subadulten Caenolestidae

	juvenil			subadult	
Nr.	Winkel	Gruppe	Nr.	Winkel	Gruppe
12 ♂	152,7°	4	51 ♂	169,1°	4
34 ♂	167,1°	1?	77 ♀	168,5°	3
95 ♂	169,2°	7	78 ♀	169,1°	3
97 ♀	167,0°	6	104 ♂	170,9°	1
98 ♂	169,8°	6	106 ♂	167,7°	1
99 ♂	165,2°	6	131 ♂	167,5°	6
133 ♂	170,0°	6	193 ♂	170,9°	1
156 ♂	158,0°	10	197 ♂	171,2°	1
201 ♂	168,6°	?	208 ♂	167,8°	1
210 ♂	168,6°	7			
$\bar{x}$	165,6°		$\bar{x}$	169,2°	

Nach diesen Werten ist die Annahme berechtigt, daß sich die Kieferebene im Verlauf der Ontogenese gegenüber der Schädelbasis anhebt. Größenordnung, Verlauf und Zeitpunkt der Beendigung dieses Vorgangs lassen sich bei der geringen Anzahl juveniler

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tiere nicht ermitteln. Mit Ausnahme der Exemplare 104, 193, 197 ist der Knickungswinkel aller als subadult eingestuften Tiere jedoch kleiner als der Mittelwert der zugehörigen Gruppe, d. h. auch hier liegt noch eine stärkere Rostraldeklination als im Durchschnitt vor. Ähnliche Verhältnisse wurden z. B. für Boviden nachgewiesen (Bohlken 1962: 562 f).

Divergenz der Gruppen

Nachdem mit der Gliederung der rezenten Caenolestidae in klar abgegrenzte Gruppen eine erste Voraussetzung für deren Klassifikation geschaffen ist, soll nun die Divergenz dieser Gruppen untersucht werden. Ihre Beurteilung anhand von Verzweigungsgraphen (s. u.) führt dann zu der rangmäßigen Einstufung der Gruppen.

Ein Maß für die Divergenz zweier Gruppen ist gegeben durch das Quadrat ihres (größen- und geschlechtsunabhängigen) verallgemeinerten Abstandes D (s. S. 20), der wiederum mit einer multivariaten Diskriminanzanalyse für jede Kombination der Gruppen 1—13 bestimmt wird. Die Gesamtheit aller D^2 beschreibt die zwischen den Gruppen bestehenden verwandtschaftlichen Beziehungen. Zur Veranschaulichung wird dieser komplexe Zusammenhang in die Ebene projiziert. Daraus ergibt sich dann eine zweidimensionale phylogenetische Verzweigungsgraphik (Cavalli-Sforza & Edwards 1967, Cavalli-Sforza & Bodmer 1971, Ehrich & Rempe 1980: 47 f). Die durch eine derartige Graphik aufgezeigten Verhältnisse sind, indem sie sich ausschließlich auf phaenetische Kriterien zurückführen, nicht im eigentlichen Sinn phylogenetisch, wenngleich sich Formänderungen von Gruppen stets in Abhängigkeit von phylogenetischen Prozessen vollziehen. Dadurch, daß man D^2 betrachtet, wird versucht, den phylogenetischen Aspekt mit einzubeziehen (s. S. 20). In den vorliegenden Untersuchungen kann nur eine einheitliche Evolutionsgeschwindigkeit vorausgesetzt werden, was mit Sicherheit nicht den natürlichen Vorgängen entspricht. Die Verzweigungsgraphik zeigt also solche phylogenetischen Zusammenhänge, wie sie gemäß den erfaßten phaenetischen Unterschieden bei einheitlicher Evolutionsrate theoretisch zu erwarten sind. Der Ausdruck „phylogenetisch" ist in den folgenden Ausführungen in diesem Sinn zu interpretieren.

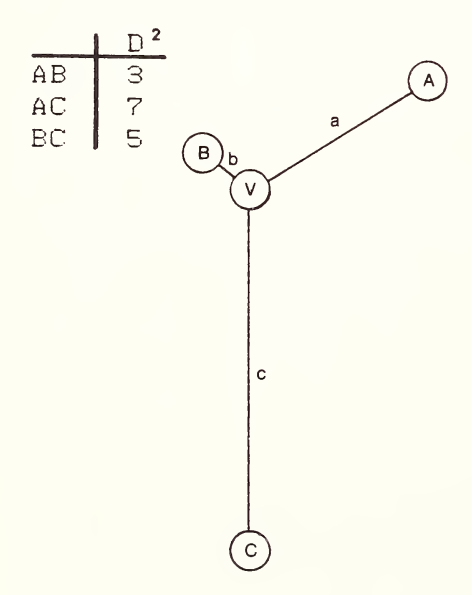


Abb. 21: Beispiel für eine Verknüpfung von 3 Gruppen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Das Prinzip einer solchen graphischen Darstellung sei an einem einfachen Beispiel erläutert: Gegeben sind die drei Gruppen A, B, C mit zugehörigem D^2. Man kann diese Beziehung in einem Verzweigungsschema darstellen (Abb. 21), in dem gilt

$a + b = 3, \quad a + c = 7, \quad b + c = 5.$

Daraus errechnen sich die Kantenlängen

$a = 2{,}5, \quad b = 0{,}5, \quad c = 4{,}5.$

Der Verzweigungspunkt V läßt sich als die hypothetische Ausgangsform für die drei Gruppen A, B, C interpretieren, wobei in diesem Beispiel B dem gemeinsamen „Vorfahren" am nächsten steht. Auf ähnliche Weise entsteht auch für mehr als drei Gruppen ein Verzweigungsschema (Abb. 22—28), in dem der Abstand D^2 zweier Gruppen als Summe der betreffenden Kantenlängen erscheint.

Eine nach diesem Verfahren erstellte Verzweigungsgraphik soll die Formenunterschiede zwischen den einzelnen Gruppen in ihrer Abhängigkeit voneinander möglichst genau erfassen. Je detaillierter und vollständiger daher die morphometrischen Charakteristika in die Analyse eingehen, um so eher wird sich das Modell realen phylogenetischen Gegebenheiten annähern. Optimal wäre es also, wenn zur Berechnung der verallgemeinerten Abstände **alle** erfaßten Maße berücksichtigt würden. Da aber ein Großteil der hier verfügbaren Datensätze aufgrund von defektem Material in irgendeiner Weise unvollständig ist, läßt sich in einer Rechnung gleichzeitig stets nur ein Teil der Individuen oder ein Teil der Merkmale erfassen. Diesem Nachteil kann man in gewissem Umfang (wenn auch mit erheblichem zusätzlichen Rechenzeitaufwand) dadurch begegnen, daß mehrere Diskriminanzanalysen mit unterschiedlicher Variablenauswahl durchgeführt werden. Danach zeigt jedes Verzweigungsschema einen für die jeweilige Variablenkombination gültigen Teilaspekt der phylogenetischen Zusammenhänge (Abb. 22—26).

In allen Verzweigungsgraphen liegen bestimmte Gruppen stets (z. T. eng) benachbart. Insgesamt lassen sich für jedes Verzweigungsschema vier Teilbereiche mit durchweg gleicher Gruppenzusammensetzung aufzeigen:

— die Gruppen 1, 2, 3, 4, 5 (*Caenolestes*)
— die Gruppen 6, 7, 8 (*Caenolestes*)
— die Gruppen 9, 10, (11) (*Lestoros*)
— die Gruppen 12, 13 (*Rhyncholestes*)

Die großen Unterschiede in der Schädelcharakteristik von *Rhyncholestes* zu den übrigen Gruppen werden durch die deutlichen Abstände in den Darstellungen überzeugend bestätigt. Wie schon beim bloßen Vergleich der Schädel und auch aus der Darstellung eines mittleren Schädels (Abb. 20) erkennbar, liegen bei *Rhyncholestes* die geringsten Unterschiede zu *Caenolestes* und *Lestoros* im Bereich des Gehirnschädels.

Die relativ große Ähnlichkeit der Schädel von *Lestoros* (Gruppen 9—11) und *Caenolestes* (Gruppen 1—8) wird auch anhand der Verzweigungsschemata wieder deutlich. Die aus Abb. 22—26 ablesbaren Divergenzen von *Lestoros* zu *Caenolestes* sind nicht größer als diejenigen innerhalb von *Caenolestes*. Gruppe 11, deren Vertreter sich innerhalb von *Lestoros* u. a. durch ihren kräftigen Schädelbau und geschlossene Ethmoidallücken unterscheiden, steht in der Graphik im allgemeinen bei den beiden anderen Gruppen von *Lestoros* 9 und 10, so daß ganz offenbar eine größere Anzahl solcher Merkmale existiert, die für *Lestoros* spezifisch sind. Eine unerwartete Stellung ergibt sich für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Gruppe 11 in Hinblick auf den Unterkiefer (Abb. 25). Sie liegt hier durch den geschlossenen Block von *Caenolestes* gänzlich getrennt von den Gruppen 9 und 10.

Relativ eng benachbart zu den Gruppen 7 und 8 liegt meist die Gruppe 6 mit den südlichsten Vertretern von *Caenolestes*. Formähnlichkeiten werden hier besonders im Bereich von Gebiß, Unterkiefer und Gesichtsschädel deutlich, jedoch sind die Ethmoidallücken der Exemplare von Gruppe 6 nicht wie die der beiden anderen Gruppen geschlossen. Gruppe 6 liegt zwar zumeist in engerer Nachbarschaft mit 7 und 8, generell aber nimmt sie eine vermittelnde Stellung zu den Gruppen 1—5 ein. Desgleichen steht Gruppe 3 innerhalb des Bereiches mit den Gruppen 1—5 zumeist in einer Übergangsposition zu den Gruppen 6—8.

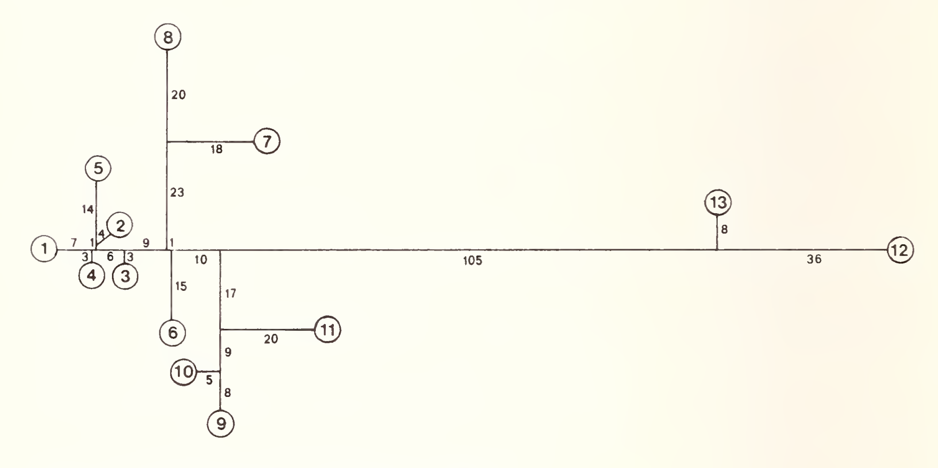


Abb. 22: Verzweigungsgraphik (Teilaspekt Schädel)
Berücksichtigte Meßpunkte: 1 2 3 5 6 7 7a 8 9 10 11 12 13 14 15 17 18 19 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31

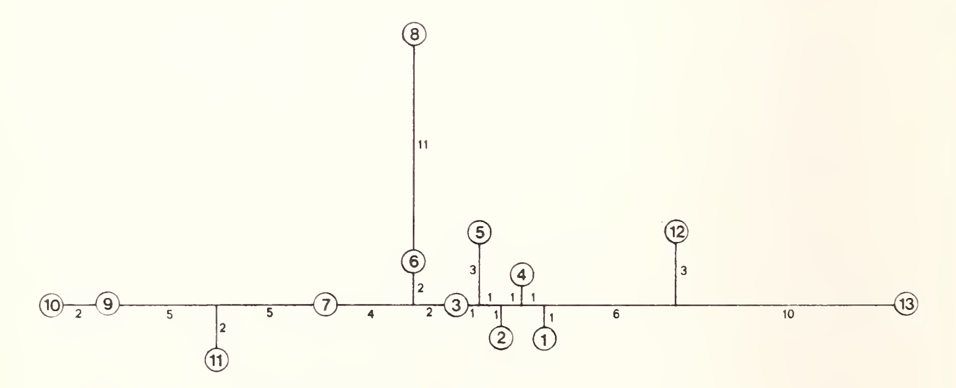


Abb. 23: Verzweigungsgraphik (Teilaspekt Gehirnschädel)
Berücksichtigte Meßpunkte: 3 5 6 7 7a 8 17 18 19 21 22

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at



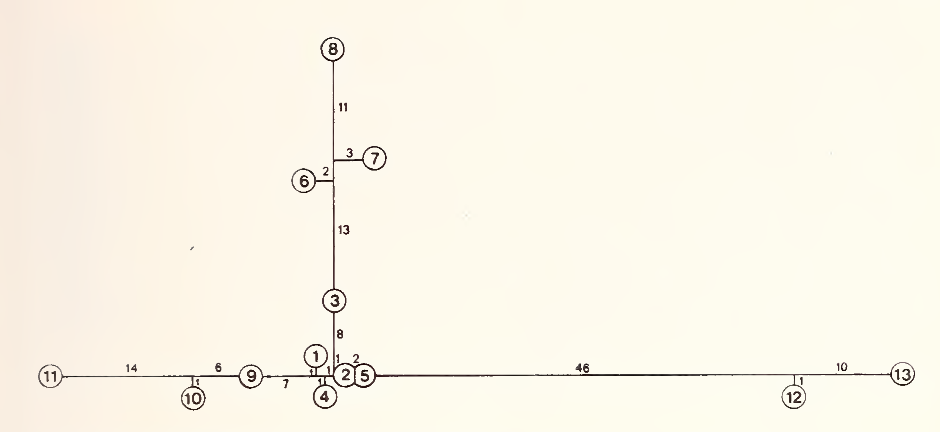


Abb. 24: Verzweigungsgraphik (Teilaspekt Gebiß)
Berücksichtigte Meßpunkte: 11 12 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 37 40

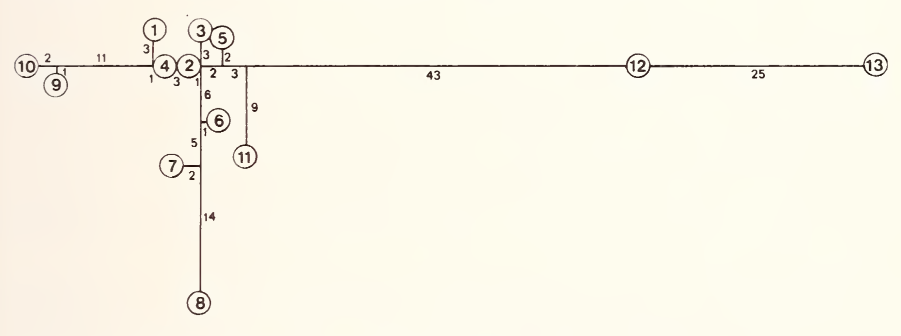


Abb. 25: Verzweigungsgraphik (Teilaspekt Unterkiefer)
Berücksichtigte Meßpunkte: 32 34 35 36 37 38 39 40 41

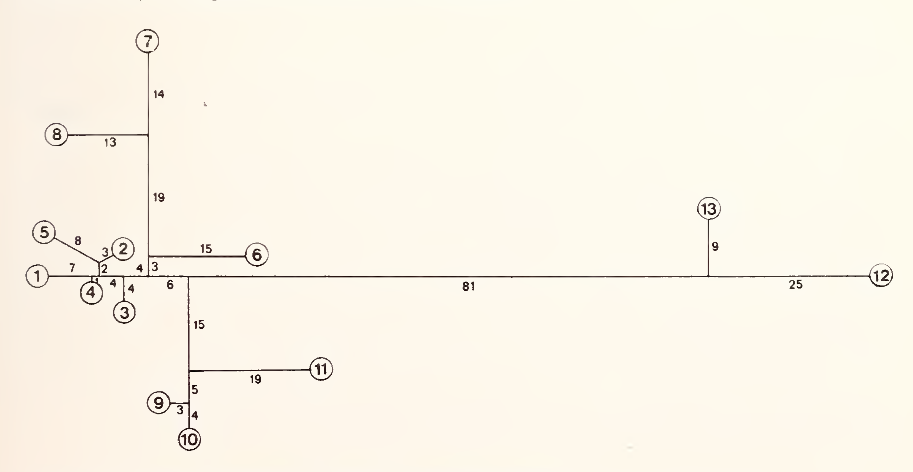


Abb. 26: Verzweigungsgraphik (Teilaspekt Gesichtsschädel)
Berücksichtigte Meßpunkte: 2 3 8 9 10 11 12 13 14 15 23 24 25 26 27 28 29 30 31

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Innerhalb der rezenten Caenolestidae läßt die aus Abb. 22—26 hervorgehende Anordnung der einzelnen Gruppen zueinander eine deutliche Grundtendenz hinsichtlich einer Formähnlichkeit erkennen. Quantifizieren läßt sich dieser Trend, indem man ein mittleres Verzweigungsschema berechnet. Dies kann jedoch nicht direkt über eine Bestimmung der mittleren Kantenlänge erfolgen, da die einzelnen Schemata unterschiedliche Gewichte besitzen (d. h. die Summe aller Kantenlängen ist für jedes Verzweigungsschema verschieden); zunächst werden die Schemata daher durch Umrechnung auf ein mittleres Gewicht einander angeglichen. Auf diese Weise ergibt sich die in Abb. 27 dargestellte gemittelte Verzweigungsgraphik. (Auf die Wiedergabe aller ursprünglichen Graphen wurde hier aus Platzgründen verzichtet, die in Abb. 22—26 dargestellten Graphen zeigen eine repräsentative Auswahl.)

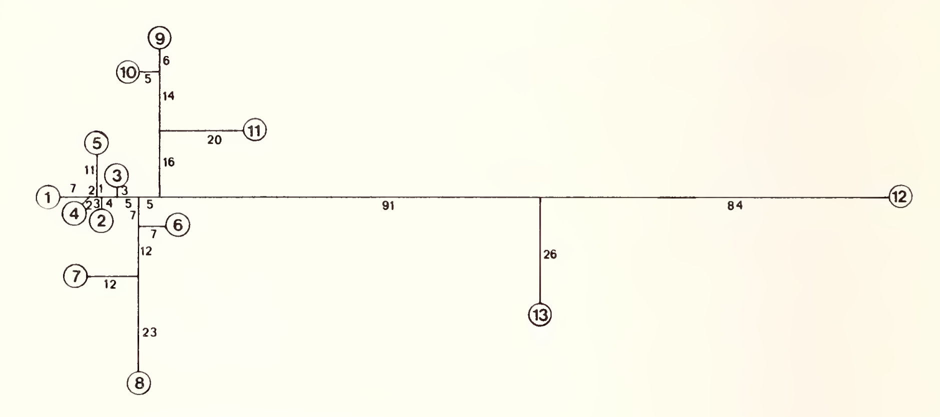


Abb. 27: Verzweigungsgraphik (gemittelt)

Rangeinstufung der Gruppen

Bei der rangmäßigen Einstufung bilden die aus den Kantenlängen abzulesenden Divergenzen der Gruppen eine wesentliche Entscheidungsgrundlage. Die in Abb. 27 aufgezeigten Verhältnisse können dazu jedoch nicht ohne weiteres übernommen werden. Diese Darstellung ist so konzipiert, daß Unterschiede zwischen den Gruppen entsprechend den verallgemeinerten Abständen optimal hervortreten. Die einzelnen ermittelten Kantenlängen sind jedoch fehlerbehaftet; damit sind auch die Verzweigungspunkte nicht exakt festgelegt, sondern es kann für sie nur ein Wahrscheinlichkeitsbereich angegeben werden. Daraus ergibt sich, daß möglicherweise manche phylogenetischen Details nicht erfaßt werden oder daß sich andererseits solche ergeben können, die keine reale Entsprechung haben. Um für eine gesicherte Klassifikation solche zufallsbedingten Fehler auszuschließen, werden die Kantenlängen auf Signifikanz getestet. Abb. 28 zeigt die durch den Signifikanztest modifizierte Version der Graphik Abb. 27.

Das hierfür von Rempe entwickelte Programm arbeitet nach dem Verfahren der kleinsten Quadrate bei Beobachtungen ungleicher Genauigkeit und bei Korrelation der Beobachtungsfehler. Es eliminiert mittels der Back-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

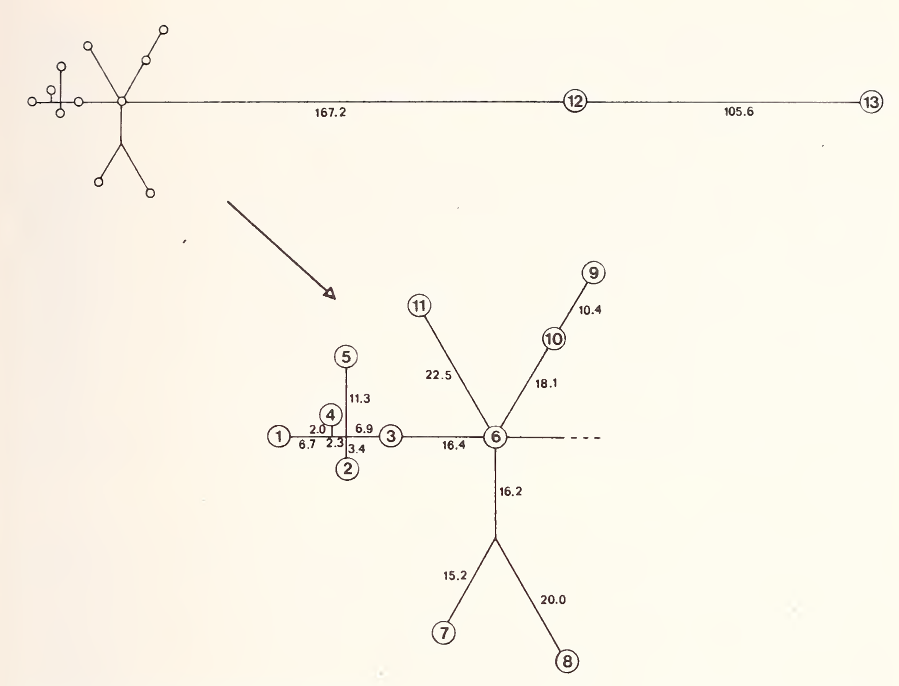


Abb. 28: Verzweigungsgraphik (getestet)

ward-Elimination solche Kanten, deren Längen nicht signifikant von 0 abweichen. Die Beobachtungsfehler sind insofern korreliert, als sich die Abstände der Gruppen in der Verzweigungsgraphik aus z. T. identischen Abschnitten (Kanten) darstellen.

Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Resultate bei den Untersuchungen nach qualitativen wie nach craniometrischen Merkmalen erscheint die in Tab. 19 angebene Klassifikation der Gruppen angemessen; sie wird anschließend im einzelnen diskutiert (vgl. auch Anhang 2).

Tabelle 19: Taxonomischer Rang der Gruppen 1—13

<table>
<tr><td>tax. Rang</td><td colspan="11">Gruppennummern</td></tr>
<tr><td>Gattung</td><td colspan="9">I: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11</td><td colspan="2">II: 12 13</td></tr>
<tr><td>Art</td><td colspan="4">A: 1 2 3 4 5</td><td>B: 6</td><td colspan="2">C: 7 8</td><td>D: 9 10</td><td>E: 11</td><td>A: 12</td><td>B: 13</td></tr>
<tr><td>Unterart</td><td>a: 1</td><td>b: 3</td><td>c: 2 4</td><td>d: 5</td><td>—</td><td>a: 7</td><td>b: 8</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td></tr>
</table>

Rhyncholestes mit den Gruppen 12 und 13 wird weiterhin als eigene Gattung betrachtet. Zu dieser Entscheidung veranlassen die großen Unterschiede in der gesamten Schädelcharakteristik. Wie die Analyse der craniometrischen Daten eindrucksvoll bestätigt, ist die Größe des phaenetischen Abstandes innerhalb der rezenten Caenolestidae einzigar-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

tig. Mit dem sehr dicken und kurzen Schwanz existiert sogar ein unmittelbar auffälliges Körpermerkmal zur Abgrenzung von den äußerlich sonst nicht zu unterscheidenden übrigen Gruppen. Spezielle ökologische Unterschiede zwischen den Gattungen sind nicht bekannt.

Im Vergleich damit läßt sich die Trennung der Gruppen 1—8 (*Caenolestes*) und der Gruppen 9—11 (*Lestoros*) in 2 Gattungen nicht weiterhin rechtfertigen. Hinsichtlich der äußeren Körpermerkmale läßt sich kein Unterscheidungskriterium angeben. (Die von Thomas 1920 genannten Abstufungen in der Fellfärbung sind für die Praxis unbrauchbar.) Einzige auffällige Kennzeichen der Gruppen 9—11 sind der doppelt bewurzelte praemolariforme C^1 und die Reduktion des P^1. Weitere Unterschiede werden erst durch die Auswertung craniometrischer Daten deutlich. Aus den in Abb. 22—28 dargestellten Beziehungen geht hervor, daß sich der Abstand der Gruppen 9—11 zu den Gruppen 1—8 in einer Größenordnung der Distanzen innerhalb dieser Gruppen bewegt. Die Gruppen 9—11 können daher nur in Abstimmung mit den Gruppen 1—8 rangmäßig eingestuft werden.

Der Vergleich der Gruppen 1—8 untereinander macht deutlich, daß das Ausmaß der Divergenz sehr unterschiedlich ist; gemäß ihrer qualitativen Schädelmerkmale und dementsprechend auch ihrer verallgemeinerten Abstände (D) formieren sich die Gruppen zu untereinander distinkten größeren Einheiten. Es zeigt sich, daß alle im gegenwärtigen System auf Artniveau getrennten Gruppen 1, 3, 6, 7, 11 im Verzweigungsschema (Abb. 28) ein $D^2 \geqq 15{,}9$ aufweisen. Da die bestehende systematische Einteilung nach Möglichkeit als Richtlinie bei der Festlegung des taxonomischen Ranges dienen soll, kann in diesem Fall mit $D^2 = 16$ ein ungefährer Anhaltspunkt für die untere Grenze angenommen werden, welche die Anerkennung distinkter Arten rechtfertigt.

Die Gruppen 1—5 bilden in dem Verzweigungsschema einen separaten Abschnitt, dessen Abstand zu den restlichen Gruppen eine Abtrennung auf Artniveau begründet erscheinen läßt. Die Angemessenheit einer solchen Entscheidung läßt sich anhand der qualitativen Merkmale unbedingt bestätigen. Obgleich sich zwischen den Gruppen 1, 3 und 5 verallgemeinerte Abstände ergeben, die mit 15,9—20,3 bereits eine Differenzierung auf Artniveau nahelegen, können die Gruppen 1—5 nur als Angehörige einer Art eingestuft werden. Zum einen nehmen nämlich die Gruppen 2 und 4 sowohl in der Darstellung (Abb. 28) als auch geographisch eine vermittelnde Zwischenstellung ein, zum anderen fehlen aber auch spezifische qualitative Merkmale für eine sichere Trennung; auch anhand craniometrischer Daten zeigt sich eine große Übereinstimmung, wie aus den Abb. 16, 17 ersichtlich ist. Daher ist hier allenfalls die Unterscheidung von geographischen Subspezies gerechtfertigt. Die bisherige Unterscheidung der Gruppen 1 und 3 auf Artniveau (*C. fuliginosus, C. tatei*, *C. obscurus*) gibt für eine derartige Einteilung bereits einen Anhaltspunkt. Die Anerkennung dieser beiden Gruppen als geographische Subspezies ist durchaus mit den im Verlauf der Untersuchungen gewonnenen Erkenntnissen vereinbar. So stellen sie z. B. in den Umrißskizzen des mittleren Schädels (Abb. 16) die beiden Extrema dar; besonders auffällig ist der Unterschied in Abb. 16a aufgrund der recht unterschiedlichen praebasialen Deklination.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die übrigen Gruppen 2, 4 und 5 nehmen sowohl in diesen Darstellungen als auch in den Verzweigungsschemata (Abb. 28) eine Mittelstellung ein; auch hinsichtlich ihres Verbreitungsgebietes liegen sie zwischen den Gruppen 1 und 3. Die Gruppen 2, 4 und 5 weisen untereinander engere Beziehungen auf als zu einer der beiden anderen Gruppen. Daher werden die Gruppen 2 und 4 auf der Ebene der Unterart zusammengefaßt. Wegen des großen geographischen Abstandes zu den Gruppen 2 und 4 soll Gruppe 5 nicht mit diesen zusammen in einer Unterart geführt werden, obgleich eine engere Beziehung zwischen 5 und 2 zu bestehen scheint. Da Gruppe 5 nur mit 8 Exemplaren und dazu nur von einem Fundort vertreten ist, läßt sich eine weiterführende Entscheidung nicht treffen. Durch die Zusammenlegung der Gruppen 2 und 4 zu einer Unterart ist die Variabilität innerhalb dieser Subspezies verständlicherweise größer als bei den anderen Unterarten, zumal schon die in Gruppe 4 vereinigten Fundorte verhältnismäßig stark lokal geprägte Populationen aufweisen. Bei dem Kenntnisstand, der sich derzeitig aus dem nicht sehr umfangreichen Material ergibt, läßt sich jedoch eine weitere taxonomische Untergliederung nicht rechtfertigen.

In der Verzweigungsgraphik (Abb. 28) fällt die zentrale Lage der Gruppe 6 auf. Zwar lassen sich aus diesem Umstand, wie oben erläutert, keine gesicherten Erkenntnisse über Verwandtschaftsbeziehungen ableiten, dennoch ist bemerkenswert, daß gerade diese Gruppe auch geographisch zu den Gruppen 1—5, 7—8, 9—11 eine vermittelnde Lage einnimmt. Im gegenwärtigen System wird Gruppe 6 als Art geführt (*Caenolestes caniventer*). Obgleich die Vertreter dieser Gruppe mit ihrem derben Schädelbau größere Gemeinsamkeiten zu den Vertretern der Gruppe 7 aufweisen, die sich vor allem auch in Abb. 18 erkennen lassen, bestehen andererseits doch bedeutende morphologische Unterschiede (Gruppe 6: Ethmoidallücken offen, C^1 der ♀♀ normal; Gruppen 7 und 8: Ethmoidallücken geschlossen, C^1 der ♀♀ aberrant). Diese Differenzen zwischen den Gruppen 6 und 7 und die damit zusammenhängende relativ große Divergenz (Abb. 28) lassen ihre gegenwärtige Trennung auf Artniveau gerechtfertigt erscheinen. Vergleichbar ist die Divergenz von Gruppe 6 zu der geographisch unmittelbar benachbarten Gruppe 1. Von 2 Fundorten (18, 19) des Grenzgebietes dieser Gruppen sind beide Formen bekannt. Alle dort gefangenen Tiere (Nr. 133, 171, 207, 208, AMNH 61862) sind in jeder Hinsicht eindeutig einer der beiden Gruppen zuzuweisen (s. S. 26f; Anthony 1923: 2); Bastard-Exemplare sind unbekannt. Damit ist eine reproduktive Isolation zwischen den Gruppen 1 und 6 zwar nicht bewiesen, die Einstufung der Gruppen auf Artrang sollte dennoch unter Abwägung aller verfügbaren Erkenntnisse beibehalten werden.

Die gegenwärtige Auffassung der Gruppen 7 und 1 als verschiedene Arten läßt sich analog zu den Gruppen 6 und 1 (s. o.) bestätigen. Die Divergenz der Gruppen 7 und 1 ist dabei noch wesentlich größer. Das Verbreitungsareal von Gruppe 7 liegt in direkter Nachbarschaft zu dem von Gruppe 1, und auch hier weist ein Fundort („Old Sto. Domingo Trail", Nr. 21) beide Formen auf. Bastard-Exemplare sind auch in diesem Fall nicht bekannt. Sozusagen identisch gelagert ist die Situation bei den Gruppen 8 und 4. Auch hier läßt sich ein Fundort (Nr. 27) angeben, an dem beide Formen mit je einem Exemplar vertreten sind. Desgleichen entsprechen Divergenz und Lage in der Verzwei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gungsgraphik den Verhältnissen bei den Gruppen 7 und 1. So müssen die Gruppen 8 und 4 dementsprechend auf Artniveau unterschieden werden. Für Gruppe 7 läßt sich ebenfalls, wie oben dargelegt, gegenüber Gruppe 6 der Artrang rechtfertigen. Entsprechendes gilt für die Gruppen 8 und 6.

Gemäß ihrem verhältnismäßig großen verallgemeinerten Abstand wären die Gruppen 7 und 8 ebenfalls als getrennte Arten aufzufassen. Auch die recht große geographische Distanz der Verbreitungsgebiete (ca. 800 km) legt dies nahe. Andererseits existieren für beide Gruppen sehr spezielle gemeinsame Merkmale (fehlende Ethmoidallücke, C^1 der ♀♀ aberrant; s. S. 36 f); dazu haben sie eine insgesamt äußerst ähnliche Schädelcharakteristik (s. Abb. 18). Mit der Einstufung dieser beiden Gruppen als geographische Unterarten einer Art wird eine den geographischen Nachbargruppen 1 und 4 äquivalente Klassifikation erreicht.

Die Gruppen 9 und 10 einerseits und Gruppe 11 andererseits sind sowohl durch ihren verallgemeinerten Abstand als auch durch verschiedene qualitative Merkmale klar untereinander abgrenzbar (s. S. 39 f, 59). Die auffälligen Abweichungen von Gruppe 11 gegenüber 9 und 10 sowie die Tatsache, daß die charakteristischen Merkmale stets in Verbindung miteinander auftreten, legen hier (in Abstimmung mit den für die Gruppen 1—8 getroffenen Entscheidungen) die Anerkennung von zwei Arten nahe. An beiden Fundorten (Nr. 17, 57), von denen Exemplare der Gruppe 11 bekannt sind, wurden auch Exemplare der Gruppe 9 gefangen, so daß im Bereich der Fundorte 17, 57 eine sekundäre Kontaktzone vermutet werden muß; Bastard-Exemplare sind nicht bekannt.

Die Gruppen 9 und 10 sind sich in jeder Hinsicht ausgesprochen ähnlich. Als einziges qualitatives Unterscheidungsmerkmal kann lediglich die geringfügig differente Form des C^1 genannt werden (s. S. 39 f). Von einer Untergliederung dieser Art in Unterarten wird in diesem Fall abgesehen, da aufgrund des geringen Materialumfangs keine endgültigen Entscheidungen diesbezüglich getroffen werden können.

Eine vermutlich weit zurückreichende Separation des Genpools liegt bei den Gruppen 12 vom Festland und 13 von der Pazifik-Insel Chiloé vor. Eine derartige geographische Isolation ist zumeist ein sicheres Indiz für die Existenz zweier Arten (Mayr 1975). Der auffällige Unterschied im Bau des C^1 der ♀♀ (s. Abb. 13) bestätigt dies überzeugend. Da der Materialumfang von nur 2 Tieren je Gruppe äußerst gering ist, kann die Craniometrie nur vage Anhaltspunkte für eine Entscheidung in dieser Frage liefern. Bei sehr kleinen Stichproben könnten rein individuelle Differenzen stark hervortreten. Die sehr große Divergenz der Gruppen 12 und 13 (Abb. 28) ist daher entsprechend vorsichtig zu interpretieren; so rechtfertigen die gegebenen Umstände hier durchaus die Unterscheidung der Festlands- und Inselform auf Artniveau.

Nomenklatur

Um die Klassifikation von historisch bedingten Mißdeutungen (s. o.) freizuhalten, wurde bis zu diesem Punkt auf den Sonderstatus eines Typus keine Rücksicht genommen. Die sich nun anschließenden nomenklatorischen Erwägungen müssen jedoch wieder mit Bezug auf die verschiedenen Typen erfolgen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Durch ihre Gruppenzugehörigkeit ergeben sich für die Typen folgende Positionen in der oben angegebenen Rang-Tabelle (Tab. 19):

Caenolestes fuliginosus (BMNH 7.1.1.191) : ?
Caenolestes obscurus (BMNH 96.1.7.1) : IAb
Lestoros inca (NMNH 194401) : IE
Caenolestes caniventer (AMNH 47174) : IB
Caenolestes tatei (AMNH 61860) : IAa
Caenolestes convelatus (AMNH 64462) : ICa
Rhyncholestes raphanurus (FMNH 22422) : IIB
(Zur Einordnung des nicht untersuchten Typus von *Lestoros inca* in IE s. S. 34 und 59).

Hieraus ergeben sich die folgenden nomenklatorischen Konsequenzen:

1. Da *Caenolestes* Thomas, 1895, und *Lestoros* (Thomas, 1917) als Synonyma angesehen werden, ist das Genus mit dem älteren Namen *Caenolestes* zu bezeichnen.

2. Der Typus von *Hyracodon fuliginosus* Tomes, 1863, Typusart der Gattung *Caenolestes*, ist ein juveniles Exemplar. Da die Angaben über den Fundort unsicher sind und auch sonst keine eindeutige Zuordnung zu einem konkreten Taxon möglich ist (s. S. 49 ff), hat dieses Exemplar keinen Aussagewert. Zur Stabilisierung des Gattungsnamens *Caenolestes* durch eindeutige Interpretation der Spezies *Hyracodon fuliginosus* kann dieses Typus-Exemplar nicht beitragen. Deshalb ist ein Antrag an die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur (ICZN) gerichtet worden. Dieser geht davon aus, daß *fuliginosus* als Typus-Spezies von *Caenolestes* bereits auf die "Official List of Specific Names in Zoology" gesetzt worden ist (Opinion 1241, 1983). Daher wurde beantragt, das merkmalslose Typus-Exemplar ohne genauen Fundort (BMNH 7.1.1.191) durch einen Neotypus zu ersetzen, was nach den IRZN, Artikel 75, Empfehlung 75 E, möglich ist. Als Neotypus für *Hyracodon fuliginosus* wird hiermit das Exemplar AMNH 66829 (Sinche, Chimborazo) vorgeschlagen. Diese Wahl gründet sich auf folgende Überlegungen: Die auf den Seiten 26—28 erörterten historischen Umstände führten dazu, daß die von Tomes (1860) mit „Ecuador" wenig präzise bezeichnete Typuslokalität von *fuliginosus* heute entweder mit „Monte Chimborazo" (1°28'S 78°48'W) oder „Volcán Pichincha, Ecuador" (0°10'S 78°33'W) enger gefaßt wird (u. a. Cabrera 1957, Honacki et al. 1982). Wie zuvor ausgeführt, stammt der juvenile Typus von *fuliginosus* vermutlich aus Pallatanga (2°S 78°56'W), südlich des Monte Chimborazo. Es wurde daher ein Neotypus aus dem Bereich des Chimborazo ausgewählt.

3. Danach erhält die Art IA den Namen *fuliginosus*. *C. tatei* wird als Synonym gewertet.

4. Die Unterart IAa ist infolgedessen als Nominat-Unterart *C. fuliginosus fuliginosus* zu bezeichnen; die Unterart IAb, welche den Typus von *C. obscurus* enthält, heißt dann *C. fuliginosus obscurus*. Die Unterart ICa, welche durch den Typus von *C. convelatus* repräsentiert ist, wird Nominat-Unterart (*C. c. convelatus*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 20: Benennung der Gruppen 1—13

tax. Rang	Gruppennummern / Benennung										
Gattung	I: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 *Caenolestes*									II: 12 13 *Rhyncholestes*	
Art	A: 1 2 3 4 5 *fuliginosus*				B: 6 *cani-venter*	C: 7 8 *convelatus*		D: 9 10	E: 11 *inca*	A: 12	B: 13 *rapha-nurus*
Unterart	a: 1 *fuligi-nosus*	b: 3 *obscu-rus*	c: 2 4	d: 5	—	a: 7 *conve-latus*	b: 8	—	—	—	—

Es ergibt sich daraus die in Tab. 20 angegebene Nomenklatur. Die in dieser Aufstellung enthaltenen Namen entstammen dem bisherigen System; noch unbenannt sind die Taxa IAc, IAd, ICb, ID, IIA. Es werden die folgenden Namen festgelegt:

IAc: *Caenolestes fuliginosus centralis* **subsp.nov.** (derivatio nominis: Hinweis darauf, daß es sich um eine zentrale Gruppe handelt, sowohl hinsichtlich der geographischen Lage als auch in bezug auf die zwischen den beiden anderen Unterarten vermittelnde Schädelform).

IAd: Gruppe 5 kann weder sicher gegen Gruppe 2 abgegrenzt werden, noch ist aufgrund der geographischen Verhältnisse eine Zusammenfassung dieser Gruppen zu einer Unterart möglich (s. o.). Daher läßt sich für die Exemplare dieser Grupppe nur die Artzugehörigkeit angeben (*C. fuliginosus* subsp.).

ICb: *Caenolestes convelatus barbarensis* **subsp.nov.** (derivatio nominis: Hinweis auf den Fundort Sta. Bárbara).

ID: *Caenolestes gracilis* **sp.nov.** (derivatio nominis: Hinweis auf den vergleichsweise feingliedrigen Schädelbau).

IIA: *Rhyncholestes continentalis* **sp.nov.** (derivatio nominis: Hinweis darauf, daß es sich um eine Festlandsform handelt, im Gegensatz zur Inselform *Rhyncholestes raphanurus*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

SCHLÜSSEL ZUR ARTBESTIMMUNG DER REZENTEN CAENOLESTIDAE

1 Incisiven 2—4 des Oberkiefers ohne Kerbe an der Hinterkante (Abb. 9 und 10) 2

Incisiven 2—4 des Oberkiefers mit deutlicher Kerbe an der Hinterkante (Abb. 13) 6

2 Caninus des Oberkiefers einfach bewurzelt 3

Caninus des Oberkiefers doppelt bewurzelt 5

3 Ethmoidallücken vorhanden 4

Ethmoidallücken völlig oder bis auf einen schmalen Spalt zwischen Nasale und Maxillare geschlossen (Abb. 7 b) .... *Caenolestes convelatus* Seite 76

4 Vorkommen von Ekuador nördlich 2°55'S bis Venezuela; Condylobasal-Länge von Exemplaren aus Ekuador < 29 mm .... *Caenolestes fuliginosus* Seite 72

Schädel derb; Condylobasal-Länge > 28 mm; Vorkommen in Ekuador südlich 2°30'S .... *Caenolestes caniventer* Seite 75

5 Caninus des Oberkiefers breit und nach hinten verschoben (Abb. 10 c); 1. Praemolar des Oberkiefers doppelt bewurzelt .... *Caenolestes inca* Seite 77

Caninus des Oberkiefers spitz zulaufend; 1. Praemolar des Oberkiefers klein und einfach bewurzelt oder fehlend *Caenolestes gracilis* **sp.nov.** Seite 78

6 Caninus des Oberkiefers beim ♀ breit und am Hinterrand mit tiefer Kerbe (Abb. 13 a); Isla Chiloé .... *Rhyncholestes raphanurus* Seite 79

Caninus des Oberkiefers beim ♀ schlank, am Hinterrand nur mit flacher Kerbe (Abb. 13 b); Festland, Volcán Osorno .... *Rhyncholestes continentalis* **sp.nov.** Seite 80

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

SYSTEM DER REZENTEN CAENOLESTIDAE

Caenolestes Thomas, 1895

Typus-Spezies: *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863)

Synonymie:
— *Hyracodon* Tomes, 1863 (nec Leidy, 1856)
— *Lestoros* Oehser, 1934 [= *Orolestes* Thomas, 1917 (nec MacLachlan, 1895); *Cryptolestes* Tate, 1934 (nec Ganglebauer, 1899)]

Caenolestes fuliginosus (Tomes, 1863)

Neotypus: AMNH 66829, ♀ ad.; gefangen am 23. 11. 1923 von G. H. H. Tate (Nr. 2399)

Locus typicus: Sinche (1°30'18"S, 78°59'20"W), Mt. Chimborazo, Ekuador, 11100f üNN

Synonymie:
— *Caenolestes obscurus* Thomas, 1895
— *Caenolestes tatei* Anthony, 1923

Diagnose: Ethmoidallücken stets vorhanden; C^1 einfach bewurzelt; deutlicher Sexualdimorphismus am C^1: bei ♂♂ dolchförmig (s. Abb. 9 a), bei ♀♀ kürzer und an der Basis breiter (s. Abb. 8, 9 b), normalerweise jedoch einfach bewurzelt.

Verbreitung: Zwischen 8°N und 3°S auf den Gebirgszügen der Cordillera Oriental, Central und Occidental.

Anmerkungen: Die Art *C. fuliginosus* läßt sich in die nachstehenden drei Unterarten einteilen. Die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer der drei Unterarten kann gegebenenfalls aus dem Fundort hergeleitet werden. Anderenfalls ist eine Bestimmung durch Einsetzen der entsprechenden Meßwerte in die bei Bublitz (1985) angegebenen Terme zu erreichen.

Caenolestes fuliginosus fuliginosus (Tomes, 1863)

Neotypus: AMNH 66829, ♀ ad.; gefangen am 23. 11. 1923 von G. H. H. Tate (Nr. 2399) (hier vorgeschlagen s. S. 69).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

L o c u s t y p i c u s : Sinche (1°30'18"S, 78°59'20"W), Mt. Chimborazo, Ekuador, 11100f üNN

D i a g n o s e : *C. fuliginosus obscurus* sehr ähnlich, jedoch insgesamt kleiner; C¹ der ♂♂ weniger kräftig ausgebildet; Schädel etwas schlanker mit geringfügig stärkerer praebasialer Deklination.

Maße:

	Typus (♀)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	101	30	110,4	20	102,1	(mm)
Schw.	116	30	114,8	20	109,1	(mm)
HF	22	30	22,0	20	21,2	(mm)
Ohr		19	14,4	10	14,2	(mm)
CB	2 552	33	2 720,8	18	2 550,9	(0,01 mm)
ZB	1 344	32	1 441,6	18	1 358,1	(0,01 mm)
MB	723	34	746,7	19	726,1	(0,01 mm)

U n t e r s u c h t e E x e m p l a r e (55): AMNH 61860, 62897, 62905/08/10/11/19, 64376/7, 64403/12/17/25/28/68/69/84/85, 66829/33, 67271; BMNH 84.384; FMNH 43164, 53287/89-95, 53298-303, 91983; MVZB 84328; MZM 83270, 127110-12; ZFMK 86.94-105

V e r b r e i t u n g : Zwischen 1°N und 3°S auf den Páramos der Anden.

A n m e r k u n g e n : Die unklaren Verhältnisse im bisherigen System führten zu unterschiedlichen nomenklatorischen Auffassungen. So ist *Caenolestes fuliginosus fuliginosus* gleichbedeutend mit:

- *C. tatei* Anthony, 1923
- *C. fuliginosus* bei Anthony (1921, 1923, 1924), Lönnberg (1921), Osgood (1924), Broom (1926),

nicht gleichbedeutend jedoch mit:

- *C. fuliginosus* bei Thomas (1920).

Caenolestes fuliginosus obscurus Thomas, 1895

H o l o t y p u s : BMNH 96.1.7.1, ♂ ad.; gefangen am 7. 5. 1895 von G. D. Child

L o c u s t y p i c u s : Bogotá (4°33'48"N, 74°5'42"W) in Kolumbien, 2650 m üNN

D i a g n o s e : C¹ der ♂♂ dolchförmig; kräftiger und länger als bei *C. fuliginosus fuliginosus*. Schädel im Durchschnitt größer und kräftiger als bei den beiden anderen Unterarten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	151	15	124,7	11	107,3	(mm)
Schw.	144	15	130,7	11	114,8	(mm)
HF	22	15	25,3	11	23,5	(mm)
Ohr	12	15	15,7	11	14,9	(mm)
CB	3 337	15	3 070,4	11	2 688,5	(0,01 mm)
ZB	1 775	14	1 582,9	10	1 418,4	(0,01 mm)
MB	826	15	792,3	11	746,0	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (26): BMNH 96.1.7.1; FMNH 70860-67, 70870/71, 70873-78, 70880-86/88/89

Verbreitung: Auf den Cordillera Oriental in einem eng begrenzten Gebiet um Bogotá (4°34'N, 74°6'W) in Randlage zu dem derzeit bekannten Verbreitungsgebiet von *Caenolestes*; bekannt von den Fundorten Bogotá (3), Río Balcones (35) und San Cristobal (47).

Caenolestes fuliginosus centralis subsp.nov.

Holotypus: FMNH 70825, ♂ ad.; gefangen am 31. 1. 1951 von Ph. Hershkovitz (Nr. 4807)

Locus typicus: Río Termales (4°56'N, 75°19'W) in Kolumbien, 2700 m üNN

Diagnose: *C. fuliginosus obscurus* sehr ähnlich; liegt in den Körper- und Schädelmaßen etwa zwischen *fuliginosus* und *obscurus*. Der Abgrenzung von *C. fuliginosus centralis* gegen die beiden anderen Unterarten liegen die mit Hilfe der Craniometrie nachgewiesenen Unterschiede zugrunde. Da augenfällige Unterscheidungskriterien fehlen, kann die Bestimmung eines Exemplars nur über die Berechnung eines Trennwertes erfolgen (Bublitz 1985). Allerdings kann bei Kenntnis des Fundortes bereits mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Unterart geschlossen werden.

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	116	28	112,2	15	106,8	(mm)
Schw.	121	28	123,0	15	113,2	(mm)
HF	23	28	24,1	15	22,6	(mm)
Ohr	14	25	14,9	12	14,3	(mm)
CB	2 803	28	2 833,1	14	2 658,6	(0,01 mm)
ZB	1 509	22	1 444,6	13	1 377,5	(0,01 mm)
MB	788	28	765,7	15	740,3	(0,01 mm)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Untersuchte Exemplare (44): FMNH 18598, 18601-3, 18605, 69820/21, 70544/45, 70821-23/25/28, 70831-49, 70851-54, 70856/57, 90108; MNHK 124012/14/15; NMNH 240286

Verbreitung: Zwischen 8°N und 1°30'N; im Norden auf den Höhenzügen der Cordillera Oriental, Central und Occidental; im Süden ausschließlich auf den Cordillera Central.

Anmerkungen: Mit dieser Unterart grenzt *C. fuliginosus* an die nördliche Unterart von *C. convelatus* (*C. c. barbarensis*); im Bereich von Caicedo, Páramo de Tama (Fundort 27) überlappen sich die Verbreitungsgebiete dieser beiden Arten.

C. fuliginosus centralis ist gleichbedeutend mit *C. obscurus* bei Osgood (1921).

Caenolestes caniventer Anthony, 1921

Holotypus: AMNH 47174, ♂ ad.; gefangen am 2. 8. 1920 von H. E. Anthony (Nr. 1782)

Locus typicus: El Chiral (3°39'S, 79°43'W) in Ekuador, 5350f üNN

Diagnose: Ethmoidallücken stets vorhanden (weisen eine entfernte Ähnlichkeit mit denen von *C. gracilis* auf); C^1 stets einfach bewurzelt; Sexualdimorphismus am C^1; im Vergleich zum benachbarten *C. fuliginosus fuliginosus* derberer Schädelbau mit schwächerer praebasialer Deklination.

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	129	5	118,2	6	118,8	(mm)
Schw.	127	5	120,6	6	115,5	(mm)
HF	26,5	5	25,8	6	25,5	(mm)
Ohr		1	16,0	5	15,6	(mm)
CB	3 045	4	2 942,1	6	2 873,3	(0,01 mm)
ZB	1 616	5	1 501,0	6	1 469,0	(0,01 mm)
MB	815	5	794,7	6	772,3	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (15): AMNH 47170/73/74/76/77, 61861; BMNH 83.353; FMNH 81456/58-64

Verbreitung: Zwischen 2°50'S und 5°20'S im östlichen Andenbereich.

Anmerkungen: Im Norden des Verbreitungsgebietes existiert mit den Fundorten Mazan (18) und Molleturo (19) ein schmaler Überlappungsbereich mit *C. fuliginosus fuliginosus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Caenolestes convelatus Anthony, 1924

Holotypus: AMNH 64462, ♂ ad.; gefangen am 24. 9. 1923 von H. E. Anthony

Locus typicus: Las Máquinas (0°26'15"S, 78°44'26"W) in Ekuador, 7000f üNN

Diagnose: Ethmoidallücken nicht vorhanden bzw. nur geringfügig an der Unterkante des Nasale geöffnet; C^1 stets einfach bewurzelt; der C^1 der ♀♀ zeigt wie bei den ♂♂ verstärktes Längenwachstum; ein Sexualdimorphismus ist am C^1 nur gelegentlich an einem kleinen caudalen Schmelzhöcker erkennbar; im Vergleich zu *C. fuliginosus* ausgesprochen derber Schädelbau mit schwächerer praebasialer Deklination; starke Crista-Bildung zwischen Parietale und Supraoccipitale (z. T. als Doppelgrat).

Verbreitung: Zwischen 7°30'N und 0°30'S auf den Cordillera Occidental.

Anmerkungen: Die Art *C. convelatus* läßt sich in die nachstehenden 2 Unterarten einteilen. Die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer der beiden Unterarten kann gegebenenfalls aus dem Fundort hergeleitet werden. Anderenfalls ist eine Bestimmung durch Einsetzen der entsprechenden Meßwerte in die bei Bublitz (1985) angegebenen Terme zu erreichen.

Caenolestes convelatus convelatus Anthony, 1924

Holotypus: AMNH 64462, ♂ ad.; gefangen am 24. 9. 1923 von H. E. Anthony

Locus typicus: Las Máquinas (0°26'15"S, 78°44'26"W) in Ekuador, 7000f üNN

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	132	2	126,5	3	134,0	(mm)
Schw.	124	2	126,5	3	94,7	(mm)
HF	29	2	28,5	3	23,3	(mm)
Ohr				2	17,0	(mm)
CB	3 353	2	3 260,3	5	2 961,4	(0,01 mm)
ZB	1 650	2	1 615,0	5	1 532,8	(0,01 mm)
MB	869	2	857,0	5	824,9	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (9): AMNH 64455/56/62; BMNH 15.11.25.6, 54.302; FMNH 44319, 53288, 94948; MZM 127113

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

V e r b r e i t u n g : Bekannt aus dem Gebiet des westlichen Andenabhangs zwischen den Fundorten Gualea (0°3'48"N, 78°41'45"W) und Las Máquinas (0°26'15"S, 78°44'26"W).

A n m e r k u n g e n : Den unterschiedlichen Auffassungen der einzelnen Autoren gemäß ist *Caenolestes convelatus convelatus* gleichbedeutend mit:
— *C. convelatus* Anthony, 1924
— *C. fuliginosus* bei Thomas (1920)
— *C. obscurus* bei Lönnberg (1921).

Caenolestes convelatus barbarensis subsp.nov.

H o l o t y p u s : FMNH 70894, ♂ ad.; gefangen am 28. 4. 1951 von Ph. Hershkovitz (Nr. 5140)

L o c u s t y p i c u s : Santa Bárbara (6°23'0"N, 76°7'30"W) in Kolumbien, 3100 m üNN

D i a g n o s e : Im großen und ganzen wie *C. convelatus convelatus*; Abmessungen im Bereich des Gehirnschädels etwas größer.

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	139	5	137,4	9	117,7	(mm)
Schw.	125	5	126,2	9	115,4	(mm)
HF	28	5	26,4	9	24,1	(mm)
Ohr	17	5	16,2	9	15,9	(mm)
CB	3 269	5	3 207,5	9	2 934,3	(0,01 mm)
ZB	1 730	4	1 688,8	8	1 521,5	(0,01 mm)
MB	884	5	866,7	9	835,8	(0,01 mm)

U n t e r s u c h t e E x e m p l a r e (17): FMNH 70891-907

V e r b r e i t u n g : Ausschließlich bekannt aus Santa Bárbara (6°23'0"N, 76°7'30"W) und mit einem Exemplar aus Caicedo, Páramo de Tama (6°28'N, 76°4'W).

Caenolestes inca (Thomas, 1917)

H o l o t y p u s : NMNH 194401, ♂ ad.; gefangen am 14. 5. 1915 von E. Heller (Nr. 248)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

L o c u s   t y p i c u s : Torontoy (13°10'S, 72°30'W) in Perú, 1400f üNN

D i a g n o s e : Ethmoidallücken nicht vorhanden oder nur geringfügig an der Unterkante des Nasale geöffnet; C^1 stets doppelt bewurzelt, sehr breit (mit Schmelzhöcker auf der Vorderkante) und weit nach hinten verlagert; kein Sexualdimorphismus am C^1 erkennbar; P^1 stets doppelt bewurzelt; im Vergleich zu *C. gracilis* ausgesprochen derber Schädelbau mit schwächerer praebasialer Deklination. Schwanz nur unwesentlich länger bis deutlich kürzer als Kopf-Rumpf.

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	120	5	113,0	1	106,0	(mm)
Schw.	108	5	114,8	1	104,0	(mm)
HF	22	5	23,0	1	22,0	(mm)
Ohr	15	5	14,6	1	15,0	(mm)
CB	3 250*)	4	2 827,0	1	2 828,0	(0,01 mm)
ZB	1 480*)	5	1 427,4	1	1 452,0	(0,01 mm)
MB		5	756,0	1	736,5	(0,01 mm)

*) Angabe nach Thomas (1920): CB 32,5 (mm) (Wert nur bedingt vergleichbar) — ZB 14,8 (mm)

U n t e r s u c h t e   E x e m p l a r e (11): BMNH 22.1.1.120/121/127; NMNH 194397, 194419/21-23/25/27/32

V e r b r e i t u n g : Bekannt von nur zwei Fundorten: Machu Picchu (13°7'S, 72°34'W) und Torontoy (13°10'S, 72°30'W).

Caenolestes gracilis sp.nov.

H o l o t y p u s : FMNH 75117, ♂ ad.; gefangen am 13. 7. 1953 von C. Kalinowski (Nr. 675)

L o c u s   t y p i c u s : Limacpunco (13°28'S, 70°55'W) in Perú, 2400 m üNN

D i a g n o s e : Ethmoidallücken stets vorhanden (besitzen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *C. caniventer*); C^1 stets doppelt bewurzelt, ohne Schmelzhöcker auf der Vorderkante und etwas nach hinten verlagert (jedoch nicht so stark wie bei *C. inca*); kein Sexualdimorphismus am C^1 erkennbar; P^1 zumeist einfach bewurzelt, häufig nur stiftartig ausgebildet oder sogar fehlend; Schädelbau im Vergleich zu *C. inca* feingliedriger, Jochbögen im hinteren Bereich jedoch verbreitert; innerhalb der Gattung *Caenolestes* stärkste praebasiale Deklination; Suturverlauf zwischen Frontale, Parietale und Alisphenoid abgewandelt (s. Abb. 11). Schwanz deutlich länger als Kopf-Rumpf (bei ♀♀ um ca. 10 %, bei ♂♂ bis zu 20 %).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Maße:

	Typus (♂)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	96	17	104,4	9	102,4	(mm)
Schw.	118	16	124,2	9	115,5	(mm)
HF	24	17	24,2	9	22,9	(mm)
Ohr	15	17	15,1	9	14,8	(mm)
CB	2 644	16	2 712,0	9	2 615,3	(0,01 mm)
ZB	1 354	16	1 432,5	9	1 402,1	(0,01 mm)
MB	702	17	742,9	9	729,1	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (34): BMNH 22.1.1.122/128/129; FMNH 22439, 75112/14-23; MNHK 124020/21; MVZB 115635, 116044-47; NMNH 194383-85/87/92/93/99, 194400/20/26/31/33

Verbreitung: Bekannt aus der Hochgebirgszone der Anden im Südosten Perús auf einer Linie zwischen den Fundorten Tocopoque (12°53'S, 72°21'W) und Limbani (14°5'S, 69°41'W).

Anmerkungen: Die Vertreter von *C. gracilis* wurden bislang mit *C. inca* in einer Art geführt. Ihre Verbreitungsgebiete überschneiden sich zum Teil. Die auffälligen Unterscheidungsmerkmale am Schädel, die zudem stets gemeinsam auftreten, lassen jedoch in Verbindung mit den Ergebnissen craniometrischer Untersuchungen eine Trennung dieser beiden Gruppen auf Artniveau gerechtfertigt erscheinen.

Rhyncholestes Osgood, 1924

Typus-Spezies: *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

Diagnose: Die bei Osgood (1924) in der Originalbeschreibung angeführten Charakteristika zur Unterscheidung der Gattung *Rhyncholestes* müssen ergänzt werden durch ein Merkmal im Gaumenbereich: Die medianen Palatinal- und Maxillar-Fortsätze stehen bei *Rhyncholestes* nicht (wie bei *Caenolestes*) miteinander in Verbindung. So bilden die Fenestrae palatinales bei *Rhyncholestes* eine einheitliche Öffnung, in die jedoch noch kleine mediane Vorsprünge von Palatinum und Maxillare hineinragen.

Verbreitung: Nur aus der näheren Umgebung des Volcán Osorno (41°S, 72°30'W) und von der Pazifik-Insel Chiloé (43°S, 74°W) bekannt.

Rhyncholestes raphanurus Osgood, 1924

Holotypus: FMNH 22422, ♀ ad.; gefangen am 12. 1. 1923 von H. Osgood (Nr. 5500)

Locus typicus: Río Inio (43°22'08"S, 74°03'08"W) in Chile auf der Isla Chiloé, in Meereshöhe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Diagnose: Deutlicher Sexualdimorphismus am C¹; bei ♀♀ breiter und kürzer als bei ♂♂ (nach Osgood 1924 praemolariform); C¹ der ♀♀ weist an der Hinterkante eine Kerbe ähnlich der an den Incisivi auf.

Maße:

	Typus (♀)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	110	1	126,0	1	110,0	(mm)
Schw.	65	1	78,0	1	65,0	(mm)
HF	19,5	1	21,0	1	19,5	(mm)
CB	2 754	1	3 131,0	1	2 754,0	(0,01 mm)
ZB	1 243	1	1 449,0	1	1 243,0	(0,01 mm)
MB	641	1	671,5	1	641,0	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (2): FMNH 22422/23

Verbreitung: Bekannt von 2 Fundorten auf Isla Chiloé: Río Inio (43°22'08"S, 74°03'08"W) und Río Yaldad (43°5'S, 73°42'W).

Rhyncholestes continentalis sp.nov.

Holotypus: BMNH 75.1723, ♀ ad.; gefangen am 14. 4. 1973 von O. A. Reig

Locus typicus: Cerro La Picada (41°4'35"S, 72°24'40"W) in Chile, 450 m üNN

Diagnose: *R. raphanurus* sehr ähnlich; auch hier ist ein Sexualdimorphismus am C¹ erkennbar; C¹ der ♀♀ weist jedoch nicht, wie bei *R. raphanurus*, an der Hinterkante eine Kerbe auf.

Maße:

	Typus (♀)	n ♂♂	$\bar{x}$	n ♀♀	$\bar{x}$	
KR	95	1	128,0	1	95,0	(mm)
Schw.	85	1	87,0	1	85,0	(mm)
HF	20	1	23,0	1	20,0	(mm)
Ohr	11,5	1	12,0	1	11,5	(mm)
CB	2 885	1	3 244,0	1	2 885,0	(0,01 mm)
ZB	1 297	1	1 527,0	1	1 297,0	(0,01 mm)
MB	662	1	679,5	1	662,0	(0,01 mm)

Untersuchte Exemplare (2): BMNH 75.1723; FMNH 50071

Verbreitung: Bekannt von 2 nahe benachbarten Fundorten um den Volcán Osorno: Volcán Osorno (41°5'56"S, 72°31'51"W) und Cerro La Picada (41°4'35"S, 72°24'40" W).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Anmerkungen: Die genetische Isolation der beiden Gruppen von *Rhyncholestes* läßt eine fortgeschrittene Divergenz der Insel- von der Festland-Population vermuten. Der auffällige Unterschied im Bau des C¹ bei den ♀♀ ist ein überzeugender Beleg hierfür. Auch nach den Ergebnissen craniometrischer Untersuchungen läßt sich daher die Unterscheidung der Festlandsform als eigene Art *R. continentalis* vertreten.

Die geographische Verbreitung der aufgeführten Arten und Unterarten ist aus Abb. 29 a und 29 b zu entnehmen.

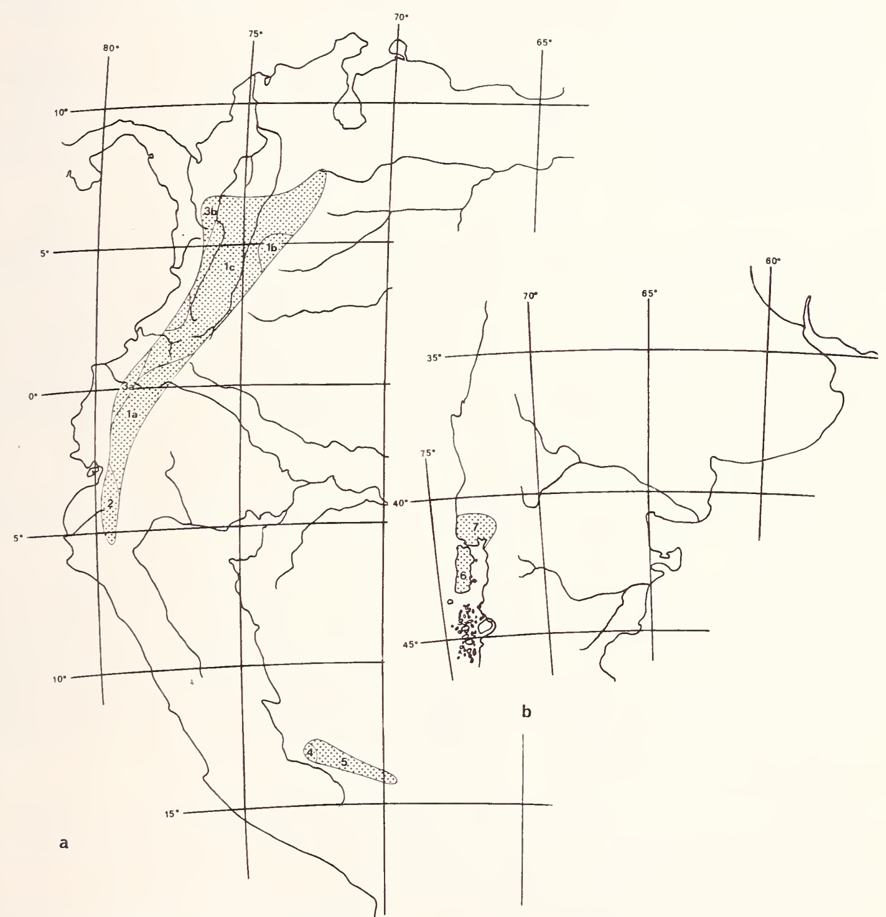


Abb. 29a: Verbreitung von *Caenolestes*
1a) *Caenolestes fuliginosus fuliginosus* — 1b) *Caenolestes fuliginosus obscurus* — 1c) *Caenolestes fuliginosus centralis* **subsp.nov.** — 2) *Caenolestes caniventer* — 3a) *Caenolestes convelatus convelatus* — 3b) *Caenolestes convelatus barbarensis* **subsp.nov.** — 4) *Caenolestes inca* — 5) *Caenolestes gracilis* **sp.nov.**

Abb. 29b: Verbreitung von *Rhyncholestes*
6) *Rhyncholestes raphanurus* — 7) *Rhyncholestes continentalis* **sp.nov.**

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorgelegten Untersuchungen sind Grundlage einer umfassenden taxonomischen Revision der rezenten Caenolestidae. Erstmalig werden dabei in größerem Umfang craniometrische Methoden angewendet. Sie stellen bei der Gruppierung und Rangeinstufung wichtige Entscheidungshilfen dar, da sich durch ihre Resultate Unterscheidungskriterien objektivieren und quantifizieren lassen. Die craniometrischen Daten werden in erster Linie mit zwei multivariaten Methoden ausgewertet: der Diskriminanzanalyse und der kanonischen Regressionsanalyse.

Die Untersuchungen stützen sich im wesentlichen auf 210 Exemplare, von denen sich 10 juvenile Tiere jedoch nur bedingt in die Betrachtung einbeziehen lassen. Im Gegensatz zu früheren Arbeiten, die sich nur auf sehr wenig Material stützen konnten, ist damit ein Großteil des in Museen verfügbaren Bestandes rezenter Caenolestidae berücksichtigt.

Die Überprüfung derjenigen Exemplare, die früheren Autoren im einzelnen vorgelegen haben, läßt verschiedene Widersprüchlichkeiten im System der rezenten Caenolestidae offensichtlich werden. Ursache hierfür ist in erster Linie die uneinheitliche Auffassung der Art *Caenolestes fuliginosus* bei den Autoren Thomas (1920) und Anthony (1921, 1923, 1924). Weitere Schwierigkeiten ergeben sich daraus, daß der Typus von *Caenolestes fuliginosus* juvenil ist. Solche Unzulänglichkeiten machten eine von allen Vorgaben unabhängige Neueinteilung des Materials unerläßlich. Die Untersuchungen führen zu folgenden taxonomischen und nomenklatorischen Entscheidungen:

1. Die Gattungen *Caenolestes* Thomas, 1895, und *Lestoros* (Thomas, 1917) werden als Synonyma angesehen. Das Genus wird fortan mit dem älteren Namen *Caenolestes* bezeichnet.

2. Das Typus-Exemplar von *Caenolestes fuliginosus* kann keiner der ermittelten Gruppen mit ausreichender Sicherheit zugeordnet werden. Da es juvenil ist und zudem die Fundortangaben nicht sicher sind, kann dieses Typus-Exemplar zu einer Stabilisierung des Gattungsnamens nicht beitragen. Die ICZN wurde daher ersucht, das Typus-Exemplar von *Caenolestes fuliginosus* zur Seite zu stellen. Ein Neotypus für *fuliginosus* wird vorgeschlagen.

3. Die bislang als *Caenolestes fuliginosus* und *C. obscurus* auf Artniveau getrennten Gruppen werden als geographische Unterarten einer Art unter den Namen *C. fuliginosus fuliginosus* und *C. f. obscurus* geführt. Die zwischen den Verbreitungsgebieten dieser beiden Unterarten vorkommenden Individuen werden als eine neue Unterart von *C. fuliginosus* unter dem Namen *C. f. centralis* **subsp.nov.** zusammengefaßt.

4. Der Name *Caenolestes tatei* wird als Synonym von *C. fuliginosus* gewertet.

5. Die Exemplare aus Papallacta (Fundort 25) sind Angehörige der Art *Caenolestes fuliginosus*. Eine Zugehörigkeit zu einer der benachbarten geographischen Unterarten *C. f. centralis* **subsp.nov.** bzw. *C. f. fuliginosus* ist nicht endgültig festzulegen.

6. Die Art *Caenolestes caniventer* wird auch weiterhin als eigene Art geführt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

7. *Caenolestes convelatus* hat zwei Unterarten: *C. c. convelatus* aus Ekuador und *C. convelatus barbarensis* **subsp.nov.** aus Kolumbien.

8. Für das Einzelexemplar FMNH 89566 (Nr. 93) aus Munchique in Kolumbien (Fundort 20) läßt sich aus dem vorliegenden Material die Artzugehörigkeit nicht eindeutig ableiten. Dieses Exemplar wird daher als species incertae sedis in der Gattung *Caenolestes* geführt.

9. Die bislang unter dem Namen *Lestoros inca* geführten Exemplare erweisen sich als Angehörige zweier auf Artniveau zu trennender Gruppen, deren Verbreitungsgebiete sich z. T. überschneiden. Da die Gattungen *Lestoros* und *Caenolestes* zusammengelegt wurden (s. Punkt 3), erhält die Gruppe, die den Typus einschließt, den Artnamen *Caenolestes inca*. Als weitere Art wird *C. gracilis* **sp.nov.** neu beschrieben.

10. Die Festlandsform der Gattung *Rhyncholestes* erweist sich als derart verschieden von der Inselform *Rhyncholestes raphanurus*, daß hier die Festlegung einer weiteren Art *R. continentalis* **sp.nov.** angemessen erscheint.

Damit liegen für die rezenten Caenolestidae die folgenden Arten und Unterarten vor:

Caenolestes fuliginosus (Tomes, 1863)
C. f. fuliginosus (Tomes, 1863)
C. f. obscurus Thomas, 1895
C. f. centralis **subsp.nov.**
Caenolestes caniventer Anthony, 1921
Caenolestes convelatus Anthony, 1924
C. c. convelatus Anthony, 1924
C. c. barbarensis **subsp.nov.**
Caenolestes inca (Thomas, 1917)
Caenolestes gracilis **sp.nov.**
Rhyncholestes raphanurus Osgood, 1924
Rhyncholestes continentalis **sp.nov.**

Zur Artbestimmung der rezenten Caenolestidae ist ein Bestimmungsschlüssel angegeben. Außerdem werden Angaben zu präadulten Entwicklungsstadien gemacht, die eine Einschätzung des relativen Alters ermöglichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

SUMMARY

A detailed taxonomic revision of the recent Caenolestidae is presented here. An examination of the material underlying the previous system of this neotropic marsupial family revealed fundamental deficiencies. This called for a reevaluation completely independent of the present system. Craniometric methods are applied to a great extent for this purpose since they allow the quantification of distinguishing features. The craniometric data are primarily analysed by the use of two multivariate methods a) the discriminant analysis, b) the canonical analysis of regression.

The investigations are chiefly based on 210 specimens. Unlike earlier investigations, which were based on limited material, the stock of recent Caenolestids available in museums was taken into consideration to a large extent in the research work presented here.

The present system of the recent Caenolestids was revised as regards the following items:

a) The genus *Lestoros* which was separate until now is merged in the genus *Caenolestes*; a new species, *Caenolestes gracilis* **sp.nov.**, is described.

b) Since the type of *Caenolestes fuliginosus* is juvenile and, besides, its exact location is uncertain, it proves to be useless for taxonomic purpose. The ICZN was therefore requested to use its plenary powers to set aside the original type specimen of *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863). A neotype from the area of its probable origin is proposed.

c) *Caenolestes fuliginosus* (including *C. obsurus* and *C. tatei*) is divided into the three subspecies *fuliginosus*, *obscurus* and *centralis* **subsp.nov.**

d) *Caneolestes tatei* is regarded as a synonym of *C. fuliginosus fuliginosus.*

e) *Caenolestes convelatus* is divided into the two subspecies *convelatus* and *barbarensis* **subsp.nov.**

f) The continental form of the genus *Rhyncholestes* is proved to be so distinct from the island form *R. raphanurus* that it would appear appropriate to define the new species *R. continentalis* **sp.nov.**

A key to the species of the recent Caenolestidae is given and further specifications are made for distinguishing the identified groups as regards qualitative skull characters and craniometric data. Methods for determining relative age are also specified.

DANKSAGUNG

Die folgenden Institute stellten mir für meine Untersuchungen ihr Material freundlicherweise zur Verfügung:

American Museum of Natural History, New York, British Museum of Natural History, London, Field Museum of Natural History, Chicago, Museum of Natural History, Uni-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

versity of Kansas, Lawrence, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, Museum of Zoology, University of Michigan, Michigan, U.S. National Museum, Museum of Natural History, Washington D.C. Besonders danken möchte ich den Mitarbeitern des Field Museum of Natural History, Chicago, für ihre hilfreiche Unterstützung bei meiner mehrmonatigen Arbeit im Field Museum.

Durch ihre freundliche Hilfe und Beratung haben maßgeblich das Zustandekommen dieser Arbeit gefördert: Prof. Dr. Ph. Hershkovitz (FMNH), Prof. Dr. J. A. W. Kirsch (MNHK), Dr. L. G. Marshall (FMNH), Dr. U. Rempe (Institut für Haustierkunde, Kiel), Prof. Dr. O. Kraus (Zoologisches Institut, Hamburg), Dr. R. Hutterer (ZFMK).

Mein besonderer Dank für die großzügige Unterstützung bei der Materialbeschaffung und die in jeder Hinsicht hilfreiche Förderung dieser Arbeit gilt Herrn Prof. Dr. H. Bohlken (Institut für Haustierkunde, Kiel).

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

ad.	— adult
AMNH	— American Museum of Natural History, New York, USA
BMNH	— British Museum of Natural History, London, England
C^1/C_1	— Caninus des Ober-/Unterkiefers
CB	— Condylobasal-Länge (entspricht der Meßstrecke 6/11)
FMNH	— Field Museum of Natural History, Chicago, USA
HF	— Hinterfuß
I	— Incisivus
ICZN	— International Commission on Zoological Nomenclature
IRZN	— International Rules of Zoological Nomenclature
KR	— Kopf-Rumpf
M	— Molar
MACN	— Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina
MB	— größte Molarenbreite (entspricht der Meßstrecke 30/30)
MNHK	— Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, USA
MVZB	— Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, USA
MZM	— Museum of Zoology, University of Michigan, USA
NMNH	— U.S. National Museum of Natural History, Washington, USA
P	— Praemolar
Schw.	— Schwanz
ZB	— größte Zygomabreite
ZFMK	— Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, BR Deutschland

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

LITERATURVERZEICHNIS

A b b i e , A. A. (1937): Some observations on the major subdivisions of the Marsupialia with especial reference to the position of the Peramelidae and Caenolestidae. — J. Anat., Sydney 71: 429—436.

A c o s t a - S o l i s , M. (1962): Fitogeografía y Vegetación de la Provincia de Pichincha. — Inst. Panam. de Geogr. e Hist. Publ. 249: 1—131.

— (1977): Ecología y Fitoecología. — Edit. Casa de la cultura ecuatoriana, Quito.

A l s t o n , E. R. (1880): Biologia Centrali-Americana: Mammalia. — London (1879—1882).

A m e g h i n o , F. (1887): Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. — Bol. Mus. La Plata 1: 1—26.

— (1889): Contributión al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina, obra escrita bajo los auspicios de la Academia Nacional de Ciencias de le República Argentina para presentarla a la Exposición Universal de Paris de 1889. — Actas Acad. Cienc. Córdoba 6, 1027 p.

— (1894): Énuméracion synoptique des espécies de mammifères fossiles des formations éocénes de Patagonie. — Biol. Acad. Cienc. Córdoba 13: 259—452.

— (1899): Sinopsis geológica-paleontológica. Supplemento. — La Plata 1899: 1—13.

— (1903): Los diprotodontes del orden de los plagiaulacoideos y el origen de los roedores y de los polimastodontes. — Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, ser. 3,1: 81—192.

A n t h o n y , H. E. (1921): Preliminary Report on Ecuadorean Mammals No. 1 (Original description of *Caenolestes caniventer*). — Amer. Mus. Novit. No. 20: 1—6.

— (1923): Preliminary Report on Ecuadorean Mammals No. 3 (Original description of *Caenolestes tatei*). — Amer. Mus. Novit. No. 55: 1—14.

— (1924): Preliminary Report of Ecuadorean Mammals No. 5 (Original description of *Caenolestes convelatus*). — Amer. Mus. Novit. No. 120: 1—3.

B a x t e r , J. S. (1935): On the female genital tract in the Caenolestids. — Proc. Zool. Soc. London 1935: 157—162.

B e n s l e y , B. A. (1903): On the Evolution of the Australian Marsupialia; with Remarks on the Relationships of the Marsupials in general. — Trans. Linn. Soc., London ser. 2, IX: 83—217.

B i g g e r s , J. D., & E. D. d e L a m a t e r (1963): Cojugate spermatozoa in American marsupials. — J. Reprod. Fert. 6: 324.

— (1965): Marsupial spermatozoa pairing in the epididymis of American forms. — Nature 208: 402—404.

B o a s , J. E. V. (1918): Zur Kenntnis des Hinterfußes der Marsupialia. — Biol. Meddel. I, 8: 3—23.

B o h l k e n , H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus 1827. — Morph. Jb. 103: 509—661.

B r o o m , R. (1911): On the Affinities of *Caenolestes*. — Proc. Linn. Soc., Sydney N.S.W. 36: 315—320.

— (1926): On the organ of Jacobson and some other structures in the nose of *Caenolestes*. — Proc. zool. Soc. London 1926: 419—424.

B u b l i t z , J. H. B. (1978): Untersuchungen zur Anatomie, Biologie und systematischen Stellung von *Caenolestes fuliginosus* (Tomes 1863). — Diplomarbeit, Univ. Kiel, 105 p.

— (1983): Beiträge zu Skelettbau, Verhalten und Lebensraum der Gattung *Caenolestes* Thomas 1895 (Marsupialia). — Zool. Anz. 211: 359—363.

— (1985): Dokumentation der in „Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898" verwendeten statistischen Größen und Formeln. — Je 1 Exemplar ist hinterlegt bei der Zentralbibliothek sowie der Fachbibliothek II des Biologie-Zentrums der Universität Kiel, 52 p.

C a b r e r a , A. (1957): Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales e Institutó Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. — Buenos Aires, 732 p.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Cavalli-Sforza, L. L., & A. W. F. Edwards (1967): Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. — Evolution 21: 550—570.

— & W. F. Bodmer (1971): The Genetics of Human Populations. — San Francisco 1971, 965 p.

Dederer, P. H. (1909): Comparison of *Caenolestes* with Polyprotodonta and Diprotodonta. — Amer. Nat. 43: 616—618.

Ehrichs, S., & U. Rempe (1980): Morphometric discrimination between hake populations (Osteichthyes, Gadeiformes, Gen. *Merluccius*) from the Northeast Pacific by use of a size-independent discriminant analysis. — Mitt. Inst. Seefischerei 31: 1—50.

Fechner, H. (1973): Orthogonale Vektorfunktionen zur stetigen Darstellung von meteorologischen Feldern auf der Kugeloberfläche. — Ber. Inst. Meereskunde Universität Kiel 1.

— (1975): Darstellung des Geopotentials der 500 mb-Fläche der winterlichen Nordhalbkugel durch natürliche Orthogonalfunktionen. — Ber. Inst. Meereskunde Universität Kiel 5.

Ganglebauer, L. (1899): Die Käfer von Mitteleuropa. Clavicornia. — Wien, 3: 409—1046.

Gittins, R. (1985): Canonical Analysis, a Review with Applications in Ecology. — Berlin (Springer), 351 p.

Gregory, W. K. (1910): The orders of mammals. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 27: 1—524.

Hayman, D. L. (1977): Chromosome number — constancy and variation. — In: B. Stonehouse and D. Gilmore (edit.) The Biology of Marsupials, Baltimore (University Park Press): 27—49.

— & P. G. Martin (1974): Animal cytogenetics 4, Chordata 4, Mammalia 1: Monotremata and Marsupialia. — Berlin/Stuttgart (Borntraeger), 110 p.

—, J. A. W. Kirsch, P. G. Martin & P. F. Waller (1971): Chromosomal and serological studies of the Caenolestidae and their implications for marsupial evolution. — Nature 231: 194—195.

Hofer, H. (1952): Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. — Verh. Anat. Ges. 99: 102—113.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world. Lawrence, Kansas.

Hughes, R. L. (1965): Comparative morphology of spermatozoa from five marsupial families. — Austral. J. Zool. 13: 533—543.

Illiger, C. (1811): Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utrudque classis. — Berlin (C. Salfeld), 301 p.

Kinder, H. P., G. Osius & J. Timm (1982): Statistik für Biologen und Mediziner. — Vieweg/Uni-text 1982, 379 p.

Kirsch, J. A. W. (1977): The comparative serology of Marsupialia and a classification of Marsupials. — Austr. J. Zool., Suppl. Ser., 52: 1—152.

— & J. H. Calaby (1977): The species of living marsupials: an annotated list. In: B. Stonehouse and D. Gilmore (edit.) The Biology of Marsupials, Baltimore (University Park Press): 9—26.

— & P. E. Waller (1979): Notes on the trapping and behavior of Caenolestidae (Marsupialia). — J. Mamm. 60: 390—395.

Kraus, O. (1962): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, beschlossen vom XV. Internationalen Kongreß für Zoologie. Deutscher Text, 2. Aufl. Frankfurt a. M. (Senckenberg. nat. Gesellsch.), 90 p.

— (1973): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur: Bericht über Änderungen, gültig ab 1. Januar 1973. — Senckenbergiana biol. 54: 219—255.

Leidy, J. (1856): Notices of several genera of extinct Mammalia, previously less perfectly characterized. — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia 8: 91—92.

Lönnberg, E. (1921): A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes (obscurus)*. — Ark. Zool. 14: 1—104.

MacLachlan, R. (1895): Some new species of Odonata of the "Légion" *Lestes*, with notes. — Ann. Nat. Hist. 16: 19—28.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Mahalanobis, P. C. (1930): On tests and measures of group divergence. — J. asiatic Soc. Bengal (new ser.) 26: 541—588.

Marinell, G. (1977): Multivariate Verfahren. Eine Einführung für Studierende und Praktiker. — München (Oldenburg), 155 p.

Marshall, L. G. (1980): Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. — Fieldiana: Geology, new ser. 5: 1—145.

— & H. T. Tedford (1978): Caenolestidae Trouessart, 1898, and Palaeothentidae Sinclair, 1906 (Mammalia); proposed conservation under the plenary powers. Z.N. (S) 2214. — Bull. zool. Nomencl. 35 (1): 58—64

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Deutsche Fassung von „Principles of Systematic Zoology". — Hamburg (Parey), 370 p.

Mills, K. (1975): Flora de la Sierra: Un estudio en el Parque Nacional de Cotopaxi. — Ciencia y Naturaleza, Quito XVI: 25—44.

Obenchain, J. B. (1925): The brains of the South American Marsupials *Caenolestes* and *Orolestes*. — Field Mus. Publ. 224, Zool. Ser. 14: 175—233.

Oehser, P. H. (1934): Another new generic name for a South American Marsupial. — J. Mamm. 15: 240.

Opinion 1241 (1983): Caenolestidae Trouessart, 1898 and Palaeothentidae Sinclair, 1906 (Mammalia): conserved. — Bull. zool. Nomencl. 40: 29—32.

Osborn, H. F. (1910): The Age of Mammals in Europe, Asia and North America. — New York (MacMillan), 635 p.

Osgood, W. H. (1921): Monographic study of the American marsupial, *Caenolestes*. — Field Mus. Publ. 207, Zool. Ser. 14: 1—156.

— (1924): Review of living Caenolestids with description of a new genus from Chile. — Field Mus. Publ. 222, Zool. Ser. 14: 165—173.

Pine, R. H., S. D. Miller & M. L. Schamberger (1979): Contributions to the mammalogy of Chile. — Mammalia 43: 339—376.

Pirlot, P. (1981): A quantitative Approach to the Marsupial Brain in an eco-ethological Perspective. — Rev. Can. Biol. 40: 229—250.

Reig, O. A. (1955): Un nuevo género y especie de Caenolestinos del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (República Argentina). — Rev. Asoc. Geol. Argentina 10: 60—71.

— , A. L. Gardener, N. O. Bianchi & J. L. Patton (1977): The chromosomes of the Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. — Biol. J. Linn. Soc. London 9: 191—216.

Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologischer Untersuchungen. — Zool. Anz. 160: 93—140.

— (1965): Lassen sich bei Säugetieren Introgressionen mit multivariaten Verfahren nachweisen? — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 3: 388—412.

— (1974): Die Erfassung der geographischen Variabilität mit Hilfe elektronischer Rechenanlagen. — Proc. Int. Symp. Species and Zoogeography of European Mammals 1971. ACADEMIA, Prag: 75—88.

— & P. Bühler (1969): Zum Einfluß der geographischen und altersbedingten Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse. — Z. Säugetierkunde 34: 148—164.

— & E. E. Weber (1972): An Illustration of the principal ideas of MANOVA. — Biometrics (28): 235—238.

Ride, W. D. L. (1962): On the evolution of Australian marsupials. In: Leeper, G. W. (edit.) The Evolution of living Organisms. — Melbourne (Univ. Press): 281—306.

Scott, W. B. (1913): A history of Land Mammals in the Western Hemisphere. — New York (MacMillan), 693 p.

Simpson, G. G. (1970): The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. — Bull. Mus. Comp. Zool. 139: 1—86.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

S i n c l a i r , W. J. (1905): The marsupial fauna of the Santa Cruz beds. — Proc. Amer. Philos. Soc. 44: 73—81.

— (1906): Mammalia of the Santa Cruz beds: Marsupialia. — Rept. Princeton Univ. Exped. Patagonia 4: 333—460.

T a t e , G. H. H. (1934): New generic names for two South American Marsupials. — J. Mammal. 15: 154.

T h o m a s , O. (1895 a): Description of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar genus *Hyracodon* Tomes. — Ann. Mag. nat. Hist., London, ser. 6, 16: 367—370.

— (1895 b): On *Caenolestes*, a still Existing Survivor of the Epanorthidae of Ameghino, and the Representative of a new Family of recent Marsupials. — Proc. Zool. Soc. London 1895: 870—878.

— (1917): Preliminary diagnosis of new mammals obtained by the Yale-National Geographic Society Peruvian Expedition. — Smiths. Misc. Coll. 68 (4): 1—3.

— (1920): Report on the Mammalia collected by Mr. Edmund Heller during the Peruvian Expedition of 1915 under the auspices of Yale University and the National Geographic Society. — Proc. U.S. Nat. Mus. 58, 2333: 217—250.

T o m e s , R. F. (1860): Notes on a second collection of Mammalia made by Mr. Fraser in the Republic of Ecuador. — Proc. Zool. Soc. London 1860: 211—221.

— (1863): Notice of a New American Form of Marsupial. — Proc. Zool. Soc. London 1863: 50—51.

T r o u e s s a r t , E. L. (1898): Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. New ed. Berlin 2: 665—1264.

T y n d a l - B i s c o e , H. (1973): Life of Marsupials. London (Arnold), 254 p.

W e b e r , M. (1904): Die Säugethiere. Jena, 866 p.

W i n g e , H. (1923): Pattedyr-Slaegter. I. Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata. Copenhagen 1923: 360 p. — (engl. Übers.: The Interrelationships of the Mammalian Genera). Copenhagen, 3 Bd., 1941—1942).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Johannes Bublitz
Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
Olshausenstraße 40—60
D-2300 Kiel 1

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

ANHÄNGE

Anhang 1: Craniometrisch ausgewertetes Material

♂j, ♀j = juveniles Exemplar (bleibt in den Analysen unberücksichtigt)
♂s, ♀s = subdadultes Exemplar (wird in den Analysen berücksichtigt)
* vor der Kennummer = Typus

Nr.	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
1 ♀	FMNH 53288	7	S. Mena		7. 5. 1939	40	1100 m
2 ♀	FMNH 44319	7	M. Olalla	6	17. 12. 1934?	7	2200 m
3 ♂	FMNH 70833	4	Ph. Hershkovitz	4837	5. 2. 1951	39	3100 m
4 ♂	FMNH 70834	4	Ph. Hershkovitz	4838	5. 2. 1951	39	2600 m
5 ♂	FMNH 70835	4	Ph. Hershkovitz	4961	28. 3. 1951	28	3300 m
6 ♂	FMNH 70836	4	Ph. Hershkovitz	4983	31. 3. 1951	27	3300 m
7 ♂	FMNH 70837	4	Ph. Hershkovitz	5000	2. 4. 1951	28	3300 m
8 ♂	FMNH 70838	4	Ph. Hershkovitz	5012	3. 4. 1951	28	3300 m
9 ♀	FMNH 70839	4	Ph. Hershkovitz	4958	27. 3. 1951	28	3100 m
10 ♀	FMNH 70840	4	Ph. Hershkovitz	4988	1. 4. 1951	28	3300 m
11 ♂	FMNH 70831	4	Ph. Hershkovitz	4830	3. 2. 1951	39	2600 m
12 ♂j	FMNH 70832	4	Ph. Hershkovitz	4831	3. 2. 1951	39	2600 m
13 ♀	FMNH 70821	4	Ph. Hershkovitz	4773	22. 1. 1951	39	3100 m
14 ♀	FMNH 70822	4	Ph. Hershkovitz	4785	26. 1. 1951	39	3200 m
15 ♂	FMNH 70823	4	Ph. Hershkovitz	4804	30. 1. 1951	39	3300 m
*16 ♂	FMNH 70825	4	Ph. Hershkovitz	4807	31. 1. 1951	39	2700 m
17 ♂	FMNH 70828	4	Ph. Hershkovitz	4814	1. 2. 1951	39	3200 m
18 ♂	FMNH 70841	2	Ph. Hershkovitz	5343	19. 8. 1951	46	2300 m
19 ♂	FMNH 70842	2	Ph. Hershkovitz	5378	24. 8. 1951	46	2200 m
20 ♂	FMNH 70843	2	Ph. Hershkovitz	5429	30. 8. 1951	46	2200 m
21 ♂	FMNH 70844	2	Ph. Hershkovitz	5467	10. 9. 1951	43	2350 m
22 ♂	FMNH 70846	2	Ph. Hershkovitz	5486	18. 9. 1951	41	2300 m
23 ♂	FMNH 70847	2	Ph. Hershkovitz	5499	23. 9. 1951	42	2300 m
24 ♂	FMNH 70848	2	Ph. Hershkovitz	5517	26. 9. 1951	41	2300 m
25 ♂	FMNH 70849	2	Ph. Hershkovitz	5519	28. 9. 1951	41	2300 m
26 ♀	FMNH 70852	2	Ph. Hershkovitz	5359	22. 8. 1951	46	2200 m
27 ♀	FMNH 70853	2	Ph. Hershkovitz	5392	26. 8. 1951	46	2300 m
28 ♀	FMNH 70854	2	Ph. Hershkovitz	5430	30. 8. 1951	46	2200 m
29 ♀	FMNH 70856	2	Ph. Hershkovitz	5500	23. 9. 1951	41	2300 m
30 ♀	FMNH 70857	2	Ph. Hershkovitz	5506	24. 9. 1951	41	2300 m
31 ♂	FMNH 70860	3	Ph. Hershkovitz	6352	3. 6. 1952	35	2750 m
32 ♂	FMNH 70861	3	Ph. Hershkovitz	6357	3. 6. 1952	35	2900 m
33 ♂	FMNH 70862	3	Ph. Hershkovitz	6391	9. 6. 1952	35	2750 m
34 ♂j	FMNH 43164	1?	E. Olalla	168	1. 11. 1930	1	
35 ♀	FMNH 53301	1	C. Olalla		24. 7. 1938	31	4300 m
36 ♂	FMNH 53302	1	C. Olalla		24. 7. 1938	31	4200 m
37 ♂	FMNH 53303	1	C. Olalla		28. 7. 1938	31	4300 m
38 ♀	FMNH 53287	1	A. Mena		17. 5. 1939	5	4000 m
39 ♂	FMNH 53289	1	E. Olalla		13. 4. 1939	6	4000 m
40 ♂	FMNH 53290	1	E. Olalla		13. 4. 1939	6	4000 m
41 ♂	FMNH 53291	1	E. Olalla		14. 4. 1939	6	4000 m
42 ♂	FMNH 53292	1	E. Olalla		14. 4. 1939	6	4000 m
43 ♀	FMNH 53293	1	E. Olalla		14. 4. 1939	6	4000 m
44 ♂	FMNH 53294	1	A. Proaño		27. 4. 1939	6	4000 m
45 ♀	FMNH 53295	1	C. Olalla		10. 4. 1939	31	4300 m
46 ♂	FMNH 53298	1	E. Olalla		2. 5. 1939	31	3300 m
47 ♂	FMNH 53299	1	E. Olalla		3. 5. 1939	31	3200 m
48 ♂	FMNH 53300	1	E. Olalla		8. 5. 1939	31	3800 m
49 ♂	MNHK 124014	4	J. A. W. Kirsch	394	7. 10. 1969	53	2630 m
50 ♀	MNHK 124015	4	J. A. W. Kirsch	395	7. 10. 1969	53	2630 m

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Nr.	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
51 ♂s	FMNH 69820	4	Ph. Hershkovitz	4677	11. 10. 1950	54	3000 m
52 ♂	FMNH 70544	4	Ph. Hershkovitz	4739	17. 10. 1950	54	3100 m
53 ♂	FMNH 70545	4	Ph. Hershkovitz	4740	18. 10. 1950	54	3100 m
54 ♀	FMNH 18598	4	H. Osgood	4160	14. 2. 1911	26	
55 ♀	FMNH 18601	4	H. Osgood	4171	15. 2. 1911	26	
56 ♂	FMNH 18602	4	H. Osgood	4184	18. 2. 1911	26	
57 ♂	FMNH 18603	4	H. Osgood	4197	19. 2. 1911	26	
58 ♀	FMNH 18605	4	H. Osgood	4251	3. 3. 1911	26	
59 ♂	FMNH 70864	3	Ph. Hershkovitz	6406	11. 6. 1952	35	2700 m
60 ♂	FMNH 70866	3	Ph. Hershkovitz	6408	11. 6. 1952	35	2700 m
61 ♂	FMNH 70867	3	Ph. Hershkovitz	6409	12. 6. 1952	35	2700 m
62 ♂	FMNH 70870	3	Ph. Hershkovitz	6425	15. 6. 1952	35	2700 m
63 ♀	FMNH 70871	3	Ph. Hershkovitz	6358	3. 6. 1952	35	2900 m
64 ♀	FMNH 70873	3	Ph. Hershkovitz	6392	10. 6. 1952	35	2700 m
65 ♀	FMNH 70874	3	Ph. Hershkovitz	6393	10. 6. 1952	35	2700 m
66 ♀	FMNH 70875	3	Ph. Hershkovitz	6412	13. 6. 1952	35	2700 m
67 ♂	FMNH 70876	3	Ph. Hershkovitz	6437	29. 6. 1952	47	2900 m
68 ♂	FMNH 70877	3	Ph. Hershkovitz	6438	29. 6. 1952	47	2900 m
69 ♂	FMNH 70878	3	Ph. Hershkovitz	6447	2. 7. 1952	47	2900 m
70 ♂	FMNH 70880	3	Ph. Hershkovitz	6486	11. 7. 1952	47	2900 m
71 ♂	FMNH 70881	3	Ph. Hershkovitz	6500	15. 7. 1952	47	2900 m
72 ♀	FMNH 70882	3	Ph. Hershkovitz	6436	29. 6. 1952	47	2900 m
73 ♀	FMNH 70883	3	Ph. Hershkovitz	6439	30. 6. 1952	47	2900 m
74 ♀	FMNH 70884	3	Ph. Hershkovitz	6453	3. 7. 1952	47	2900 m
75 ♀	FMNH 70885	3	Ph. Hershkovitz	6459	6. 7. 1952	47	2800 m
76 ♀	FMNH 70886	3	Ph. Hershkovitz	6469	8. 7. 1952	47	2900 m
77 ♀s	FMNH 70888	3	Ph. Hershkovitz	6492	13. 7. 1952	47	2900 m
78 ♀s	FMNH 70889	3	Ph. Hershkovitz	6596	14. 7. 1952	47	2900 m
79 ♂	FMNH 70891	8	Ph. Hershkovitz	5059	16. 4. 1951	50	2700 m
80 ♂	FMNH 70892	8	Ph. Hershkovitz	5066	17. 4. 1951	50	2700 m
81 ♂	FMNH 70893	8	Ph. Hershkovitz	5067	16. 4. 1951	50	2700 m
*82 ♂	FMNH 70894	8	Ph. Hershkovitz	5140	28. 4. 1951	50	3100 m
83 ♀	FMNH 70896	8	Ph. Hershkovitz	5058	16. 4. 1951	50	2700 m
84 ♀	FMNH 70897	8	Ph. Hershkovitz	5113	24. 4. 1951	50	2800 m
85 ♀	FMNH 70898	8	Ph. Hershkovitz	5119	25. 4. 1951	50	2800 m
86 ♀	FMNH 70899	8	Ph. Hershkovitz	5120	25. 4. 1951	50	2800 m
87 ♀	FMNH 70901	8	Ph. Hershkovitz	5122	25. 4. 1951	50	2800 m
88 ♀	FMNH 70903	8	Ph. Hershkovitz	5132	27. 4. 1951	50	2800 m
89 ♀	FMNH 70904	8	Ph. Hershkovitz	5136	27. 4. 1951	50	3100 m
90 ♀	FMNH 70905	8	Ph. Hershkovitz	5137	27. 4. 1951	50	2800 m
91 ♂	FMNH 70906	8	Ph. Hershkovitz	5139	28. 4. 1951	50	3100 m
92 ♀	FMNH 70907	8	Ph. Hershkovitz	4962	29. 3. 1951	27	3600 m
93 ♂	FMNH 89566	?	K. von Sneidern	2359	24. 4. 1958	20	2400 m
94 ♂	FMNH 91983	1	M. Olalla	15	28. 12. 1959	31	3750 m
95 ♂j	FMNH 94948	7	M. Olalla	115	8. 7. 1961	10	1800 m
96 ♀	FMNH 81456	6	C. Kalinowski	1424	22. 5. 1954	11	3000 m
97 ♀j	FMNH 81458	6	C. Kalinowski	1426	22. 5. 1954	11	3000 m
98 ♂j	FMNH 81459	6	C. Kalinowski	1427	22. 5. 1954	11	3000 m
99 ♂j	FMNH 81460	6	C. Kalinowski	1432	23. 5. 1954	11	3000 m
100 ♀	FMNH 81461	6	C. Kalinowski	1440	25. 5. 1954	11	3000 m
101 ♀	FMNH 81462	6	C. Kalinowski	1442	26. 5. 1954	11	3000 m
102 ♀	FMNH 81463	6	C. Kalinowski	1443	26. 5. 1954	11	3000 m
103 ♀	FMNH 81464	6	C. Kalinowski	1444	26. 5. 1954	11	3000 m
104 ♂s	MZM 127111	1	R. S. Voss	133	30. 5. 1978	31	10790 f
105 ♂	MZM 127110	1	R. S. Voss	132	29. 5. 1978	31	10790 f
106 ♂s	MZM 127112	1	R. S. Voss	138	2. 6. 1978	21	8750 f
107 ♀	MZM 127113	7	R. S. Voss	145	4. 6. 1978	21	6500 f
108 ♂	NMNH 240286	4	H. Osgood	4196	19. 2. 1911	26	

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Nr.	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
109 ♂	FMNH 75114	10	C. Kalinowski	661	11. 7. 1953	15	2400 m
110 ♂	FMNH 75115	10	C. Kalinowski	667	12. 7. 1953	15	2400 m
111 ♂	FMNH 75116	10	C. Kalinowski	669	25. 7. 1953	15	2400 m
*112 ♂	FMNH 75117	10	C. Kalinowski	675	13. 7. 1953	15	2400 m
113 ♂	FMNH 75118	10	C. Kalinowski	679	15. 7. 1953	15	2400 m
114 ♂	FMNH 75119	10	C. Kalinowski	681	15. 7. 1953	15	2400 m
115 ♀	FMNH 75120	10	C. Kalinowski	689	17. 7. 1953	15	2400 m
116 ♀	FMNH 75121	10	C. Kalinowski	690	17. 7. 1953	15	2400 m
117 ♂	NMNH 194383	9	E. Heller	145	2. 5. 1915	57	9500 f
118 ♂	NMNH 194384	9	E. Heller	146	2. 5. 1915	57	9500 f
119 ♂	NMNH 194385	9	E. Heller	158	3. 5. 1915	57	9500 f
120 ♂	NMNH 194387	9	E. Heller	165	4. 5. 1915	57	9500 f
121 ♀	NMNH 194393	9	E. Heller	203	8. 5. 1915	57	10700 f
122 ♀	NMNH 194397	11	E. Heller	234	13. 5. 1915	57	14000 f
123 ♀	NMNH 194399	9	E. Heller	245	13. 5. 1915	57	10700 f
124 ♂	NMNH 194422	11	E. Heller	316	7. 6. 1915	17	12000 f
125 ♂	NMNH 194426	9	E. Heller	330	10. 6. 1915	17	12000 f
126 ♂	NMNH 194427	11	E. Heller	331	10. 6. 1915	17	12000 f
127 ♂	NMNH 194392	9	E. Heller	184	7. 5. 1915	57	10700 f
128 ♀	NMNH 194431	9	E. Heller	528	30. 7. 1915	56	9100 f
129 ♀	NMNH 194433	9	E. Heller	530	30. 7. 1915	56	9100 f
130 ♂	AMNH 47170	6	H. E. Anthony	1682	21. 7. 1920	9	5350 f
131 ♂s	AMNH 47173	6	H. E. Anthony	1769	30. 7. 1920	9	5350 f
132 ♀	AMNH 47176	6	H. E. Anthony	1880	19. 8. 1920	55	10250 f
133 ♂j	AMNH 61861	6	G. H. H. Tate	551	11. 6. 1922	19	7600 f
134 ♂	AMNH 62897	1	G. H. H. Tate	1360	7. 12. 1922	4	2700 m
135 ♂	AMNH 62905	1	G. H. H. Tate	1233	21. 11. 1922	45	3000 m
136 ♂	AMNH 62908	1	G. H. H. Tate	1225	20. 11. 1922	45	3000 m
137 ♂	AMNH 62911	1	G. H. H. Tate	1344	1. 12. 1922	32	3600 m
138 ♂	AMNH 62919	1	G. H. H. Tate	1203	15. 11. 1922	30	3200 m
139 ♂	AMNH 64376	1	G. H. H. Tate	1921	15. 8. 1923	49	11150 f
140 ♀	MZM 83270	1	Clarke-Macintyre	NB-12	22. 6. 1938	31	2500 m
141 ♀	AMNH 64403	1	G. H. H. Tate	2019	29. 8. 1923	51	9600 f
142 ♀	AMNH 64412	1	H. E. Anthony	2669	1. 9. 1923	51	9600 f
143 ♂	AMNH 64425	1	G. H. H. Tate	2101	7. 9. 1923	37	
144 ♂	AMNH 64428	1	H. E. Anthony	2681	4. 9. 1923	37	9700 f
145 ♂	AMNH 64456	7	H. E. Anthony	2759	21. 9. 1923	14	7000 f
146 ♀	AMNH 64468	1	G. H. H. Tate	2300	14. 10. 1923	2	11500 f
147 ♂	AMNH 64469	1	G. H. H. Tate	2307	15. 10. 1923	2	11500 f
148 ♀	AMNH 64484	1	H. E. Anthony	2598	21. 8. 1923	58	3200 m
149 ♂	AMNH 64485	1	H. E. Anthony	2636	29. 8. 1923	51	9600 f
*150 ♀	AMNH 66829	1	G. H. H. Tate	2399	23. 11. 1923	52	11100 f
151 ♀	AMNH 66833	1	G. H. H. Tate	2432	25. 11. 1923	52	11100 f
152 ♀	AMNH 67271	1	G. H. H. Tate	2663	12. 1. 1924	48	8000 f
153 ♂	FMNH 22423	13	H. Osgood	5533	19. 1. 1923	36	10 m
*154 ♀	FMNH 22422	13	H. Osgood	5500	12. 1. 1923	36	10 m
155 ♂	FMNH 50071	12	C. C. Sanborn	2307	1. 12. 1939	23	3000 f
156 ♂j	MNHK 124020	10	J. A. W. Kirsch	451	20. 2. 1970	22	3530 m
157 ♂	MNHK 124021	10	J. A. W. Kirsch	460	22. 2. 1970	22	3530 m
158 ♂	FMNH 70865	3	Ph. Hershkovitz	6407	11. 6. 1952	35	2700 m
159 ♂	FMNH 70863	3	Ph. Hershkovitz	6405	11. 6. 1952	35	2700 m
160 ♀	FMNH 69821	4	Ph. Hershkovitz	4730	16. 10. 1950	54	3100 m
161 ♂	MNHK 124012	2	J. A. W. Kirsch	361	3. 9. 1969	13	3320 m
162 ♀	FMNH 90108	2	K. von Sneidern	2495	12. 9. 1958	13	
163 ♂	FMNH 70845	2	Ph. Hershkovitz		18. 9. 1951	42	
164 ♀s	AMNH 64455	7	G. H. H. Tate		22. 9. 1923	14	7000 f
165 ♂	FMNH 70851	2	Ph. Hershkovitz	5541	4. 10. 1951	44	2700 m
166 ♀	AMNH 64377	1	G. H. H. Tate	1922	15. 8. 1923	49	11150 f

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Nr.	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
167 ♀	AMNH 64417	1	H. E. Anthony	2654	30. 8. 1923	38	9000 f
168 ♂	AMNH 47177	6	H. E. Anthony	1933	23. 8. 1920	55	10250 f
169 ♂	AMNH 62910	1	G. H. H. Tate	1338	28. 11. 1922	45	3000 m
170 ♂	NMNH 194420	9	E. Heller	312	6. 6. 1915	17	
*171 ♀	AMNH 61860	1	G. H. H. Tate	552	11. 6. 1922	19	7600 f
*172 ♂	AMNH 47174	6	H. E. Anthony	1782	2. 8. 1920	9	5360 f
*173 ♂	AMNH 64462	7	H. E. Anthony		24. 9. 1923	14	7000 f
174 ♂	MZM 155570	5	R. S. Voss	678	28. 4. 1980	25	11100 f
175 ♀	MZM 155572	5	R. S. Voss	587	6. 3. 1980	25	11700 f
176 ♂	MZM 155574	5	R. S. Voss	629	23. 3. 1980	25	11700 f
177 ♀	MZM 155575	5	R. S. Voss	630	23. 3. 1980	25	11700 f
178 ♂	MZM 155576	5	R. S. Voss	631	23. 3. 1980	25	11700 f
179 ♀	MZM 155579	5	R. S. Voss	740	4. 5. 1980	25	11700 f
180 ♀	MZM 155581	5	R. S. Voss	650	15. 4. 1980	25	12600 f
181 ♀	MVZB 115635	10	A. K. Pearson	853	8. 5. 1952	29	10400 f
182 ♂	MVZB 116044	10	C. B. Koford	1086	20. 10. 1951	16	9500 f
183 ♂	MVZB 116045	10	C. B. Koford	1094	27. 10. 1951	16	9500 f
184 ♂	MVZB 116046	10	C. B. Koford	1249	6. 9. 1951	16	8800 f
185 ♀	MVZB 116047	10	C. B. Koford	1250	6. 9. 1951	16	8800 f
186 ♂	MVZB 84328	1	Clarke-Macintyre	NB-11	21. 5. 1938	31	3000 m
187 ♀	FMNH 75112	10	C. Kalinowski	652	7. 7. 1953	15	2400 m
188 ♂	MZM 155571	5	R. S. Voss	586	6. 3. 1980	25	11700 f
189 ♂	ZFMK 86.96	1	J. H. B. Bublitz	17	3. 11. 1977	34	3520 m
190 ♂	ZFMK 86.98	1	J. H. B. Bublitz	19	3. 11. 1977	34	3520 m
191 ♀	ZFMK 86.94	1	J. H. B. Bublitz	14	1. 11. 1977	34	3520 m
192 ♂	ZFMK 86.103	1	J. H. B. Bublitz	36	21. 1. 1978	34	3640 m
193 ♂s	ZFMK 86.100	1	J. H. B. Bublitz	24	21. 11. 1977	8	3410 m
194 ♂	ZFMK 86.99	1	J. H. B. Bublitz	23	19. 11. 1977	8	3410 m
195 ♀	ZFMK 86.101	1	J. H. B. Bublitz	29	12. 12. 1977	34	3520 m
196 ♀	ZFMK 86.95	1	J. H. B. Bublitz	16	2. 11. 1977	34	3520 m
197 ♂s	ZFMK 86.102	1	J. H. B. Bublitz	32	12. 12. 1977	34	3520 m
198 ♂	ZFMK 86.97	1	J. H. B. Bublitz	18	3. 11. 1977	34	3520 m
199 ♀	ZFMK 86.105	1	J. H. B. Bublitz	48	17. 3. 1978	33	3640 m
200 ♀	ZFMK 86.104	1	J. H. B. Bublitz	39	25. 2. 1978	33	3640 m
*201 ♂j	BMNH 7.1.1.191	?	Fraser		?. ?. 1860	?	
*202 ♂	BMNH 96.1.7.1	3	G. D. Child		7. 5. 1895	3	2650 m
*203 ♀	BMNH 75.1723	12	O. A. Reig		14. 4. 1973	12	450 m
204 ♂	BMNH 22.1.1.120	11	E. Heller	131	1. 5. 1915	57	9500 f
205 ♂	BMNH 22.1.1.121	11	E. Heller	164	3. 5. 1915	57	9500 f
206 ♂	BMNH 22.1.1.127	11	E. Heller	300	2. 6. 1915	17	12000 f
207 ♂	BMNH 83.353	6	A. Barnett	227	9. 9. 1983	18	2700 m
208 ♂s	MBNH 84.384	1	A. Barnett		9. 9. 1983	18	2700 m
209 ♀	BMNH 15.11.25.6	7	W. Goodfellow		1. 7. 1914	10	5000 f
210 ♂j	BMNH 54.302	7	C. S. Webb	6A	10. 4. 1938	40	4000 f

Craniometrisch nicht erfaßte Exemplare, die jedoch zur Auswertung der qualitativen Merkmale mit herangezogen wurden (s. S. 12, 35—41):

	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
♀	NMNH 194400	9	E. Heller	247	14. 5. 1915	57	14000 f
♂	NMNH 194419	11	E. Heller	308	5. 6. 1915	17	12000 f
♀	NMNH 194421	11	E. Heller	315	7. 6. 1915	17	12000 f
♂	NMNH 194423	11	E. Heller	317	7. 6. 1915	17	12000 f
♂	NMNH 194425	11	E. Heller	329	10. 6. 1915	17	13000 f
♀	NMNH 194432	11	E. Heller	529	30. 7. 1915	56	9100 f
♀	BMNH 22.1.1.122	9	E. Heller		13. 5. 1915	57	9500 f
♂	BMNH 22.1.1.128	9	E. Heller		2. 6. 1915	17	12000 f
♀	BMNH 22.1.1.129	9	E. Heller		27. 7. 1915	56	9100 f
♂	FMNH 22439	9	E. Heller		13. 6. 1915	17	12000 f

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Nr.	Museum Nr.	Gruppe	Fänger	Nr.	Datum	Ort	Höhe
♀	FMNH 75122	9	C. Kalinowski		18. 7. 1953	15	2400 m
♂	FMNH 75123	9	C. Kalinowski		17. 7. 1953	15	2400 m
♀	FMNH 70895	8	Ph. Hershkovitz		16. 4. 1951	50	2700 m
♀	FMNH 70900	8	Ph. Hershkovitz		25. 4. 1951	50	2800 m
♀	FMNH 70902	8	Ph. Hershkovitz		26. 4. 1951	50	2800 m

Anhang 2: Ermittelte Gruppen der rezenten Caenolestidae und deren Benennung

Gruppe	Benennung
1	*Caenolestes fuliginosus fuliginosus*
2	*Caenolestes fuliginosus centralis* **subsp. nov.**
3	*Caenolestes fuliginosus obscurus*
4	*Caenolestes fuliginosus centralis* **subsp. nov.**
5	*Caenolestes fuliginosus subsp.*
6	*Caenolestes caniventer*
7	*Caenolestes convelatus convelatus*
8	*Caenolestes convelatus barbarensis* **subsp. nov.**
9	*Caenolestes gracilis* **sp. nov.**
10	*Caenolestes gracilis* **sp. nov.**
11	*Caenolestes inca*
12	*Rhyncholestes continentalis* **sp. nov.**
13	*Rhyncholestes raphanurus*
?	species incertae sedis

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Anhang 3: Benennung der berücksichtigten Exemplare laut Etikettierung

Benennung	Exemplarnummern								
Caenolestes fuliginosus	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
	44	45	46	47	48	104	105	106	140	176
	177	178	179	180	186	201				
Caenolestes obscurus	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
	108	160	161	202						
Caenolestes caniventer	130	131	134	172	207	209	210			
Caenolestes tatei	133	171	208							
Caenolestes convelatus	1	107	173							
Caenolestes spec.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
	32	33	59	60	61	62	63	64	65	66
	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96
	97	98	99	100	101	102	103	132	135	136
	137	138	139	141	142	143	144	145	146	147
	148	149	150	151	152	158	159	162	163	164
	165	166	167	168	169	174	175	188	189	190
	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200
Lestoros inca	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118
	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128
	129	156	157	170	181	182	183	184	185	187
	204	205	206							
Rhyncholestes raphanurus	153	154	155	203						

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Anhang 4: Liste der Fundorte

	Orte	Koordinaten				Berücksichtigte Exemplare
1	Antisana (Cerro)	0° 30'	S	78° 08'	W	34
2	Antisanilla	0° 26' 27''	S	78° 19' 03''	W	146, 147
3	Bogotá	4° 33' 48''	N	74° 05' 42''	W	202
4	Chical (= Shical)	2° 22' 59''	S	78° 59' 08''	W	134
5	Chimborazo (Monte)	1° 28'	S	78° 48'	W	38
6	Chinchin Cocha	(in Ecuador)				39-44
7	El Castillo	0° 01' 37''	S	78° 44' 51''	W	2
8	El Chaupi (nord-westl.)	0° 35' 04''	S	78° 38' 55''	W	193, 194
9	El Chiral	3° 39'	S	79° 43'	W	130, 131, 172
10	Gualea (Quebrada Ilambo)	0° 03' 48''	N	78° 41' 45''	W	95, 209
11	Huancabamba	5° 14' 07''	S	79° 27' 42''	W	96-103
12	La Picada (Cerro, 4 km östl.)	41° 04' 35''	S	72° 24' 40''	W	203
13	Laguna San Raphael	2° 21'	N	76° 23'	W	161, 162
14	Las Máquinas	0° 26' 15''	S	78° 44' 26''	W	145, 164, 173
15	Limacpunco	13° 28'	S	70° 55'	W	109-116, 187
16	Limbani	14° 05'	S	69° 41'	W	182-185
17	Machu Picchu	13° 07'	S	72° 34'	W	124-126, 170, 206
18	Mazan	2° 52' 25''	S	79° 08' 00''	W	207, 208
19	Molleturo	2° 48'	S	79° 26'	W	133, 171
20	Munchique	2° 32'	N	76° 57'	W	93
21	''Old Santo Domingo Trail''	(etwa im Bereich von Nr. 14)				106, 107
22	Ollantaytambo	13° 16'	S	72° 16'	W	156, 157
23	Osorno (Volcán)	41° 05' 56''	S	72° 31' 51''	S	155
24	Pallatanga	2° 00' 00''	S	78° 56' 13''	W	201? (sehr unsicher)
25	Papallacta	0° 20' 00''	S	78° 05' 24''	W	174-180, 188
26	Páramo de Tama	7° 25'	N	72° 26'	W	54-58, 108
27	Páramo Frontino (Caicedo)	6° 28'	N	76° 04'	W	6, 92
28	Páramo Frontino (Urrao)	6° 28'	N	76° 04'	W	5, 7-10
29	Paucartambo	13° 14'	S	71° 36'	W	181
30	Paujchí (= Paují)	2° 25'	S	78° 58'	W	138
31	Pichincha (Volcán)	0° 10'	S	78° 33'	W	35-37, 45-48, 94, 104, 105, 140, 186
32	Piñangú	2° 26'	S	78° 58'	W	137
33	Quebrada Pichán (Volcán Pichincha)	0° 07' 02''	S	78° 34' 12''	W	199, 200
34	Quebrada Tasinchana	0° 39' 11''	S	78° 36' 07''	W	189-192, 195-198
35	Río Balcones	4° 52'	N	73° 52'	W	31-33, 59-66, 158, 159
36	Río Inio	43° 22' 08''	S	74° 03' 08''	W	153, 154
37	Río Pita	0° 20'	S	78° 25'	W	143, 144
38	Río San Rafael	0° 20'	S	78° 27'	W	167
39	Río Termales	4° 56'	N	75° 19'	W	3, 4, 11-17
40	Salaya (= Saloya)	0° 01'	S	78° 53'	W	1, 210
41	San Agustín (Río Magdalena links)	1° 53'	N	76° 16'	W	22, 24, 25, 29, 30
42	San Agustín (Río Magdalena rechts)	1° 53'	N	76° 16'	W	23, 163
43	San Agustín (Río Ovejeras)	1° 57'	N	76° 29'	W	21
44	San Agustín (Santa Marta)	1° 56'	N	76° 32'	W	165
45	San Antonio	2° 28' 30''	S	78° 57' 31''	W	135, 136, 169
46	San Antonio (Río Magdalena rechts)	1° 56'	N	76° 28'	W	18-20, 26-28
47	San Cristóbal	4° 34'	N	74° 05'	W	67-78
48	San Francisco	1° 14' 39''	S	78° 30' 48''	W	152
49	San Ignacio	0° 12' 14''	S	78° 33' 20''	W	139, 166
50	Santa Bárbara	6° 23'	N	76° 07' 30''	W	79-91
51	Santa Rosa	0° 20'	S	78° 28'	W	141, 142, 149
52	Sinche	1° 30' 18''	S	78° 59' 20''	W	150, 151
53	Soacha (15 km westl.)	4° 53'	N	74° 13'	W	49, 50
54	Sonsón	5° 42'	N	75° 18'	W	51-53, 160
55	Taraguacocha	3° 47'	S	79° 20'	W	132, 168
56	Tocopoque (= Tocopoqueyu)	12° 53'	S	72° 21'	W	128, 129
57	Torontoy	13° 10'	S	72° 30'	W	117-123, 127, 204, 205
58	Verdecocha	0° 05' 44''	S	78° 36' 40''	W	148

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind erschienen:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera), 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiologie of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 18,—
21. Kumerloeve, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 30,—
22. Klaver, C., & W. Böhme: Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S., DM 16,—
23. Bublitz, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898 — unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 22,—
24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 24,—
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan birds. 1987, ca. 300 S., ca. DM 48,—

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können. Der Bezugspreis muß mit Beginn des laufenden Jahres erhöht werden und beträgt jetzt 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.